

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ИМ. Н. К. КОЛЬЦОВА

ФЕНЕТИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственный редактор
член-корреспондент АН СССР
А. В. ЯБЛОКОВ



МОСКВА «НАУКА» 1988

В сборнике представлены материалы III Всесоюзного совещания по фенетике популяций, посвященные анализу фенетической изменчивости природных популяций млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий, рыб, беспозвоночных животных и высших растений. Рассматриваются методологические проблемы развития популяционной биологии в целом, оцениваются возможности применения фенетического метода для выяснения структуры и границ природных популяций, феногеографии и микрофилогенеза.

Для биологов, изучающих природные популяции.

Рецензенты:

доктора биологических наук

Д. А. КРИВОЛУЦКИЙ, Д. С. ПАВЛОВ

научное издание

ФЕНЕТИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Утверждено к печати Институтом биологии развития им. Н. К. Кольцова
Академии наук СССР

Редактор издательства А. М. Гидалевич. Художник А. Д. Симаков.
Художественный редактор Н. Н. Власик. Технический редактор Т. С. Жарикова

Корректор Н. Г. Васильева

ИБ № 37238

Сдано в набор 28.01.88. Подписано к печати 11.08.88. Т-15955. Формат 60×90^{1/16}. Бумага книжно-журнальная. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13. Усл. кр. отт. 13,25 Уч.-изд. л. 15,5 Тираж 1450 экз. Тип. зак. 4491. Цена 3 р. 10.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»
117864, ГСП-7, Москва, В-485. Профсоюзная ул., 90.

2-я типография издательства «Наука» 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6.

Ф 1907000000—333
042(02)—88 231-88—III

ISBN 5—02—00260—4 © Издательство «Наука», 1988

ПРЕДИСЛОВИЕ

Стало традицией сборники по фенетике популяций, сформированные на основе материалов очередного всесоюзного совещания по фенетике популяций, начинать с краткого рассмотрения актуальных проблем в этой области. На этот раз перед рассмотрением этих проблем мы предельно кратко излагаем основные вехи развития того направления исследований, которое теперь называется фенетикой популяций (табл. 1).

Говоря об актуальных задачах фенетики популяций, необходимо отметить следующее. По-видимому, не представляет большой методической сложности решение задач поиска популяционных границ, выделения внутрипопуляционных структур, установления уровней сходства и иерархии популяционных группировок, выявления закономерностей феноекологической изменчивости и действия отдельных микроэволюционных факторов (табл. 2). На первое место среди теоретических задач фенетики популяций выходят задачи развития подходов, позволяющих надежно идентифицировать любую особь в любой группе живых организмов, на основании фенетических данных определять родство особей внутри популяции, состояние той или иной популяции, восстанавливать микрофилогенез популяций, групп популяций и вида в целом (табл. 3).

Обязательным условием для всех этих работ оказывается выделение достаточно большого числа вариаций признаков — вариаций, соответствующих определению фена как признака-маркера. Напомним, что под феном имеется в виду дискретная, альтернативная вариация какого-либо признака, которая отражает генетическую конструкцию данной особи, а под частотой встречаемости — генетические особенности группы особей. Фены могут быть морфологическими, физиологическими, биохимическими, цитологическими, этологическими.

Следует подчеркнуть важное свойство фенетических исследований, приобретающее актуальность по мере усиления антропогенного давления на природу. При помощи методов фенетики популяций оказывается возможным резко расширить возможности использования дистантных, щадящих методов исследования без изъятия особей из природных популяций. Такая возможность возникает при учете многих хорошо устанавливаемых непосредственно в полевых условиях фенов и применении систем

Таблица 1
Вехи развития фенетики популяций в СССР

Годы	Событие	Примечание
1920	Выступление Н. И. Вавилова на III Всероссийском съезде селекционеров в Саратове с докладом «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости»	Формулировка теоретической основы фенетики популяций
20-е	Возникновение понятия «фенофонд» на семинарах в Московской и Ленинградской школах генетики	
1925	Публикация трех статей Н. В. Тимофеева-Ресовского о фенотипическом проявлении генотипа	Теоретическая основа для разработки концепции фена как признака-маркера генотипа
1927	Введение А. С. Серебровским понятий «генофонд» и «геногеография»	Теоретическая основа для разработки феногеографии
1939— 1948	Использование понятия «фен» А. С. Серебровским в книгах «Генетический анализ» и «Некоторые проблемы органической эволюции», опубликованных соответственно лишь в 1970 и 1973 гг.	
1963	Использование понятий «фенофонд» и «феногеография» на Всесоюзном совещании по микроэволюции в Свердловске	Начало современного этапа фенетики популяций
1973	Первые специальные публикации по фенетике популяций: статья Н. В. Тимофеева-Ресовского, А. В. Яблокова (Природа, № 5) и глава о фенетике популяций в книге Н. В. Тимофеева-Ресовского и др. «Очерк учения о популяции»	
1974	Первая кандидатская диссертация по фенетике животных (Саратов)	
1976	Первое Всесоюзное совещание по фенетике популяций (Саратов, СГУ)	
1977	Первая докторская диссертация по фенетике растений (Ленинград, ЛГУ)	
1978	Выход межвузовского сборника «Физиологическая и популяционная экология животных» по материалам Первого Всесоюзного совещания по фенетике популяций	
1979	Второе Всесоюзное совещание по фенетике популяций (Москва, ИБР)	
1980	Публикация в Москве книги А. В. Яблокова «Фенетика: эволюция, популяция, признак», переведенной в 1982 г. в Японии, в 1986 г. — в США	Первая специальная сводка по фенетике популяций
1982	Выход сборника «Фенетика популяций»	
1985	Третье Всесоюзное совещание по фенетике популяций (Саратов, СГУ) Выход книги А. В. Яблокова, Н. И. Лариной «Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций»	Первое учебное пособие по фенетике популяций

Таблица 1 (окончание)

Годы	Событие	Примечание
1986	Первая кандидатская диссертация по фенетике птиц (Москва, ВНИИприрода)	
1987	Первая кандидатская диссертация по фенетике грибов (Москва, МГУ)	

Таблица 2

Фенетические методы решения некоторых популяционных задач

Задача	Метод решения
Обнаружение границ между популяциями и их группами	1. По устойчивому, резкому перепаду частот фенов 2. По совпадению перепадов частот многих фенов
Установление уровней сходства и иерархии популяционных группировок	По относительной мощности фенетических границ между многими популяционными выборками изучаемого вида
Выделение мелких внутрипопуляционных структур	На основе выделения обнаружения территориальных групп индивидуумов с уникальными фенами или уникальными сочетаниями фенов
Выявление закономерностей географической изменчивости	Анализ изолиний и градиентов частот фенов
Выявление действия естественного отбора	1. По совпадению градиента факторов среды с градиентом частоты отдельных фенов 2. Фенетический анализ выживших при действии отдельных факторов
Выявление действия изоляции	По совпадению резких перепадов частот фенов с изоляционными барьерами разного ранга (в пределах однородного типа местообитаний)
Выявление действия мутационного процесса	Фенетический анализ населения территорий с повышенным фоном мутагенных факторов
Выявление давления волн численности	Сопоставление фенетических характеристик одной популяции на разных стадиях волн численности

быстрой записи данных в специально подготовленных полевых журналах.

Анализ работ, представленных на трех прошедших всесоюзных совещаниях по фенетике популяций, позволяет констатировать факт существенного расширения спектра групп, вовлекаемых в исследования с позиций фенетики популяций. Однако, несомненно, значительное число групп остается еще не охваченным фенетическими исследованиями. В качестве одной из главных причин такого положения следует считать отсутствие до-

Таблица 3

Возможные фенетические подходы к решению некоторых популяционных задач

Задача	Возможный подход к решению
Индивидуальная идентификация любой особи	По уникальному сочетанию редких фенотипов
Определение родственных взаимоотношений особей	По вероятности фенетического сходства по уникальным фенотипам и их сочетаниям
Определение микроэволюционного состояния популяции	1. По фенотипическим подходам: уровню асимметрии и относительному числу фенотипических отклонений. 2. По степени реализации фенотипического фонда
Восстановление микрофилогенеза популяции, группы популяций и вида в целом	Выявление последовательных «напластований» фенотипов в популяциях по совпадению фенотипогеографических трендов с палеогеографическими и географическими особенностями ареала

ступных руководств по выделению и описанию фенотипов у разных организмов. Часто для фенетического исследования требуется большое количество признаков, включающее сотни вариаций. Исследователю обычно приходится начинать работу по выбору таких характеристик практически заново, что требует больших затрат сил и времени. Это ведет также к тому, что при исследовании близких видов (или даже одного вида) разные исследователи учитывают различные признаки и вариации, а при учете одинаковых признаков неизбежно используют различные системы их обозначения (кодирования). Это затрудняет сопоставление данных разных авторов и препятствует эффективному накоплению научного материала. Другая трудность связана с достаточно строгим и полным описанием самих признаков и их вариаций: необходимость подробного описания использованных признаков и вариаций приходит в противоречие с невозможностью публикации чисто описательного материала в большинстве периодических изданий. Выходом из такого положения должно стать составление каталогов дискретных вариаций признаков (фенотипов и фенотипических комплексов) для разных групп живых организмов.

В решении III Всесоюзного совещания по фенетике популяций (Саратов, 1985 г.) была подчеркнута важность создания каталогов неметрических вариаций для различных групп организмов. Настоящий сборник в значительной степени задуман как ответ на это требование. Судя по статьям настоящего сборника, сейчас возможна каталогизация многих фенетических признаков в ряде групп млекопитающих, птиц, рептилий, рыб, насекомых и др. В ближайшем будущем каталогизация фенетических признаков будет возможна, по-видимому, для хвойных и других древесных растений, окраски некоторых птиц и амфибий, дерматоглифических признаков приматов, копытных и ластоногих

и для многих других систем органов в разных группах организмов.

Любой каталогизации должна сопутствовать разработка типа записи (системы кодирования) фенетических признаков. Выбранные типы записи должны обеспечивать возможность неограниченного пополнения каталога по любой группе признаков. Такое пополнение каталога может идти в двух направлениях: а) включение в каталог новых признаков и вариаций; б) пополнение каталога сведениями о группах животных, растений, грибов и прокариотных организмов, в которых обнаруживаются уже включенные в каталог признаки и вариации. Например, в приводимом ниже каталоге краниологических вариаций грызунов признаки охарактеризованы неравномерно: вариации формы костей и перфоративных признаков даны на материале по 13 семействам и 63 родам грызунов, тогда как вариации жевательной поверхности коренных зубов подробно описаны только для подсемейства полевок. В то же время в том же каталоге с неодинаковой полнотой оценена распространенность вариаций формы и перфораций костей крыши черепа в разных группах грызунов.

Число признаков фенотипа может быть неограниченно большим, но включению признака в каталог должен предшествовать строгий отбор. Признак, включаемый в каталог, должен быть «понятен» любому исследователю (т. е. быть заметным элементом той или иной структуры), а локализация признака должна быть доступна точному указанию.

Сборник состоит из трех частей. В первую включены статьи, авторы которых главной задачей считали каталогизацию известных неметрических вариаций. Во второй части сборника содержатся статьи, посвященные фенетическим исследованиям популяционной структуры и межпопуляционных отношений в разных группах организмов. Наконец, в статьях третьей части сборника описывается методика исследований.

Мы надеемся, что публикация очередного сборника по фенетике популяций сыграет важную роль в дальнейшем расширении фенетических исследований.

А. В. Яблоков, Н. И. Ларина

Часть первая

КАТАЛОГИЗАЦИЯ ДИСКРЕТНЫХ ВАРИАЦИЙ В РАЗНЫХ ГРУППАХ

УДК 575.17

КАТАЛОГ ОСНОВНЫХ ВАРИАЦИЙ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ГРЫЗУНОВ

Н. И. ЛАРИНА, И. В. ЕРЕМИНА

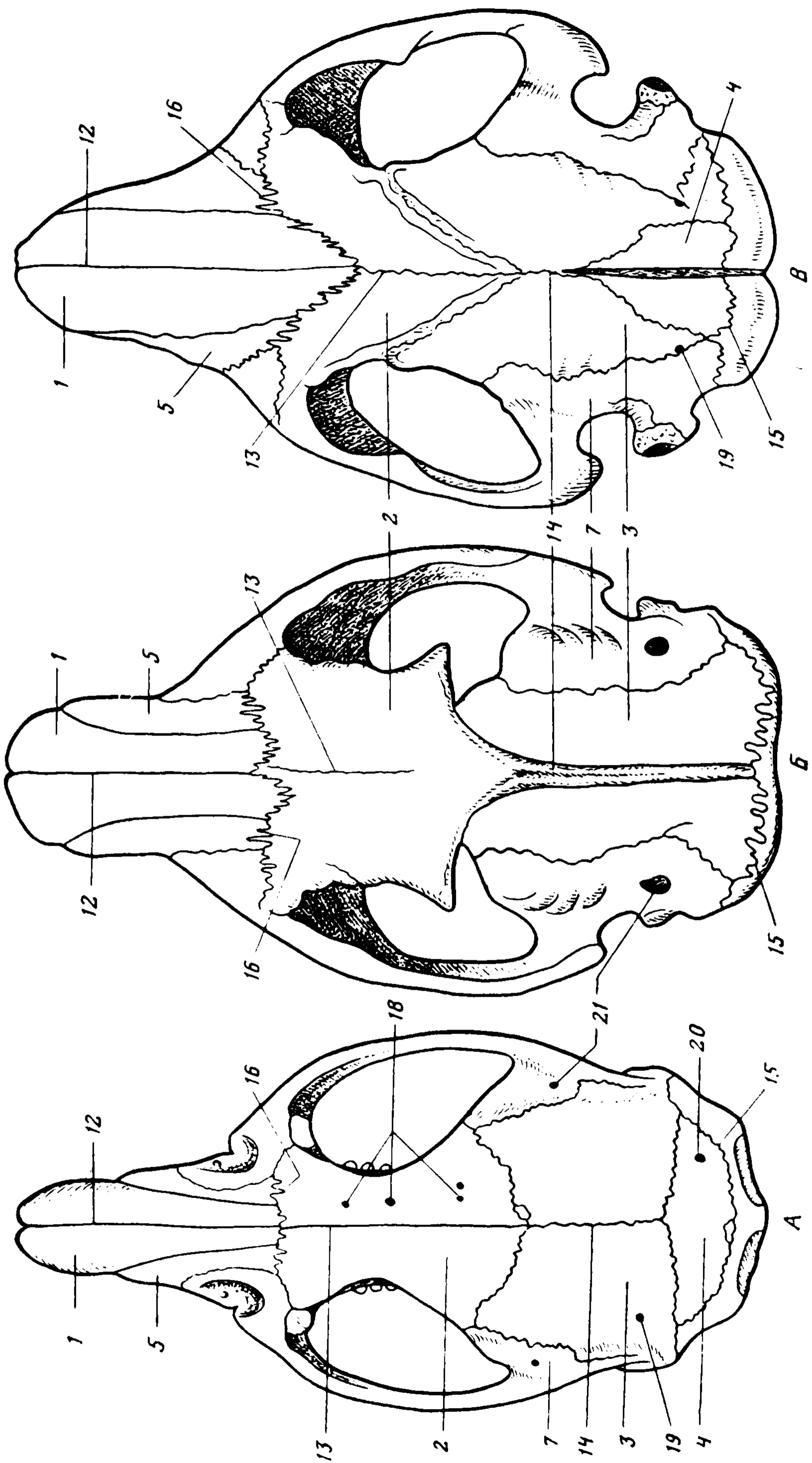
Саратовский государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского,
Саратовский педагогический институт

Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов имеет целью систематизацию данных по феноетике этой группы и унификацию методик выделения, описания и кодирования признаков и вариаций признаков.

Каталог включает описание изменчивости формы большинства костей черепа, перфоративных признаков, строения жевательной поверхности коренных зубов и указания на роды грызунов, у представителей которых обнаружена (известна) та или иная вариация того или иного признака.

Рис. 1. Дорзальная сторона черепа лесной мыши (А), обыкновенного сурка (Б) и бобра (В)

Ос: 1 — nasale — носовая; 2 — frontale — лобная; 3 — parietale — теменная; 4 — interparietale — межтеменная; 5 — praemaxillare — предчелюстная; 6 — maxillare — верхнечелюстная; 7 — squamosum — чешуйчатая; 8 — alisphenoideum — крылоклиновидная; 9 — basisphenoideum — основная клиновидная; 10 — palatinum — нёбная; 11 — mandibulare — нижнечелюстная кость; Sutura: 12 — internasalis — межносовой; 13 — interfrontalis — межлобный; 14 — interparietalis — межтеменной; 15 — lambdoideus — ламбдоидный; 16 — frontopraemaxillaris — лобно-предчелюстной; 17 — praemaxillomaxillaris — предчелюстно-верхнечелюстной швы; Foramen: 18 — squamae frontalis — отверстие на чешуе лобной кости; 19 — parietalis — на теменной кости; 20 — interparietalis — на межтеменной кости; 21 — squamosis — на чешуйчатой кости; 22 — orbitalis anterior — переднее орбитальное отверстие; 23 — orbitalis superior — верхнее орбитальное отверстие; 24 — alveolaris maxillaris — верхнечелюстное альвеолярное отверстие (отверстия); 25 — alisphenoideum отверстие на крылоклиновидной кости; 26 — rotundum — круглое отверстие; 27 — ovale — овальное отверстие; 28 — diastemae — отверстие в области диастемы; 29 — incisivum — резцовое; 30 — palatinum — нёбное; 31 — basisphenoideum — в медиальной части основной клиновидной кости; 32 — hypoglossum — подъязычное; 33 — mentale — подбородочное; 34 — angularis — на угловом отростке нижней челюсти отверстия



Каталог не рассчитан на характеристику всех возможных краниологических признаков грызунов и ограничен указаниями на роды, которым свойственны проявления различных выражений признака. Он не может считаться исчерпывающим, представляя собой достаточно выверенную схему, по которой можно идти к характеристике как видов и конкретных популяций, так и более высоких систематических категорий, детализируя или генерализуя описание изменчивости признаков.

Предлагаемый каталог основан на многолетних фенетических исследованиях представителей подсемейств *Murinae* и *Microtinae* по коллекционным материалам Саратовского и Московского университетов, Зоологического института АН СССР, Института биологии СО АН СССР и др.

Кроме того, при работе над каталогом были использованы любезно предоставленные авторам каталоги вариаций краниологических признаков по лесной мыши О. Г. Герасименко, по обыкновенной и эвронской полевке — Л. Ф. Мазановой, по водяной полевке — В. И. Рогачевым, по малому суслику — А. И. Гудковым.

Тщательный анализ превосходных рисунков в трудах С. И. Огнева, а также иллюстраций в книгах И. М. Громова и И. Я. Полякова (1977), В. Е. Соколова (1977) показал, что вариации краниологических признаков, обнаруженные у мышей рода *Arvodemus*, у полевок родов *Microtus* и *Clethrionomys*, свойственны также другим грызунам. Это позволило значительно расширить круг родов грызунов, краниологические признаки которых можно исследовать, пользуясь данным каталогом. Нумерация родов (1—63), приведенная ниже, сохраняется во всех таблицах вариаций различных групп признаков (только в табл. 4 добавлены буквенные символы для обозначения ископаемых представителей полевок).

Название каждого признака в каталоге закодировано буквенными символами, составленными из начальных букв латинского названия признака таким образом, чтобы кодовое обозначение было по возможности кратким и не дублировало других кодов. Вариации обозначены кодом признака и порядковым номером вариации.

Описанию изменчивости групп признаков предпосылаются рис. 1—3, на которых даны изображения черепов грызунов из разных семейств (подсемейств) в трех проекциях, позволяющие ориентироваться в особенностях формы расположения костей, некоторых швов и положения и вариаций отверстий. Нумерация костей, швов и отверстий (см. перечень) одинакова как на этих рисунках, так и на последующих, иллюстрирующих вариации отдельных признаков.

Каталог включает табл. 1—4.

В табл. 1 дано описание вариаций формы (рис. 1—10) носовой, лобной, теменной, межтеменной костей и костной перегородки между резцовыми отверстиями. При описании формы костей

Нумерация родов грызунов (по каталогу)

Семейство, род	Порядко- вый номер в каталоге
Семейство беличьих, Sciuridae Gray, 1821	
Род белок, <i>Sciurus</i> Linneus, 1758	1
Род тонкопалых сусликов, <i>Spermophilopsis</i> W. Blasius, 1884	2
Род бурундуков, <i>Tamias</i> Illiger, 1811	3
Род сусликов, <i>Citellus</i> Oken, 1816	4
Род сурков, <i>Marmota</i> Frisch, 1775	5
Семейство летяговых, Pteromyidae Brandt, 1885	
Род азиатских летяг, <i>Pteromys</i> G. Cuvier, 1800	6
Семейство бобровых, Castoridae Gray, 1872	
Род бобров, <i>Castor</i> Linneus, 1758	7
Семейство хомяковых, Cricetidae Roehenbrune, 1882	
Подсемейство хомяков, Cricetinae	
Род белоногих хомячков, <i>Peromyscus</i> Gloger, 1841	8
Род мышевидных хомячков, <i>Calomyscus</i> Thomas, 1905	9
Род джунгарских хомячков, <i>Phadopus</i> Miller, 1910	10
Род серых хомячков, <i>Cricetulus</i> Milne—Edwards, 1867	11
Род обыкновенных хомяков, <i>Cricetus</i> Leske, 1774	12
Род средних хомяков, <i>Mesocricetus</i> Nehring, 1898	13
Подсемейство цокоров, Myospalacinae Lilljeborg, 1866	
Род цокоров, <i>Myospalax</i> Laxmann, 1769	14
Подсемейство полевок, Microtinae Miller, 1896	
Род копытных леммингов, <i>Dicrostonyx</i> Gloger, 1841	15
Род лесных леммингов, <i>Myopus</i> Miller, 1910	16
Род настоящих леммингов, <i>Lemmus</i> Link, 1795	17
Род лесных полевок, <i>Clethrionomys</i> Tilesius, 1850	18
Род каменных полевок, <i>Alticola</i> Blanford, 1881	19
Род водяных полевок, <i>Arvicola</i> Lacepede, 1799	20
Род ондатр, <i>Ondatra</i> Link, 1795	21
Род серых полевок, <i>Microtus</i> Schrank, 1798	22
Род степных пеструшек, <i>Lagurus</i> Gloger, 1841	23
Род прометеевых полевок, <i>Prometheomys</i> Satinin, 1901	24
Род слепушонок, <i>Ellobius</i> Fischer, 1814	25
Подсемейство песчанок, Gerbellinae Alston, 1876	
Род малых песчанок, <i>Meriones</i> Illiger, 1811	26
Род больших песчанок, <i>Rhombomys</i> Wagner, 1841	27
Семейство слепышовых, Spalacidae Gray, 1821	
Род слепышей, <i>Spalax</i> Guldenstaedt, 1770	28
Семейство мышиных, Muridae Gray, 1821	
Род пальмовых мышей, <i>Vandeleuria</i> Gray, 1842	29
Род мышей-малюток, <i>Micromys</i> Dehne, 1841	30
Род лесных и полевых мышей, <i>Apodemus</i> Kaup, 1829	31
Род крыс, <i>Rattus</i> Fisher, 1803	32
Род мышей, <i>Mus</i> Linneus, 1758	33
Род иглистых мышей, <i>Acomys</i> I. Geoffroy, 1838	34
Род пластинчатозубых крыс, <i>Nesokia</i> Gray, 1842	35
Род африканских лазающих мышей, <i>Dendromus</i> Smith, 1829	36
Род болотных крыс, <i>Otomys</i> F. Cuvier, 1823	37
Род соневидных мышей, <i>Chiropodomys</i> Peters, 1868	38
Род австралийских водяных крыс, <i>Hydromys</i> E. Geoffroy, 1805	39
Род хоботковых крыс, <i>Rhynchomys</i> Thomas, 1895	40
Семейство соневых, Glis Brisson, 1762	
Род сонь-полчков, <i>Muscardinus</i> Kaup, 1829	41

Семейство, род	Порядко- вый номер в каталоге
Семейство соневых, Glis Brisson, 1762	
Род орешниковых сонь, Muscardinus Kaup, 1829	42
Род садовых сонь, Eliomys Wagner, 1843	43
Род лесных сонь, Dryomys Pallas, 1779	44
Род мышевидных сонь, Myomimus Ognev, 1924	45
Семейство селевиний, Seleviniidae Argyropulo et Vinogradov, 1939	
Род селевиний, Selevinia Bolosludov et Bashanov, 1938	46
Семейство мышовок, Zapodidae Coues, 1875	
Род мышовок, Sicista Gray, 1827	47
Семейство тушканчиковых, Dipodidae Waterhouse, 1842	
Род земляных зайцев, Allactaga F. Cuvier, 1836	48
Род земляных зайчиков, Alactagulus Nehring, 1897	49
Род толстохвостых тушканчиков, Pygerethmus Gloger, 1841	50
Род емуранчиков, Stylodipus G. Allen, 1925	51
Род мохноногих тушканчиков, Dipus Zimmerman, 1780	52
Род гребнепалых тушканчиков, Paradipus Vinogradov, 1930	53
Род песчаных тушканчиков, Jaculus Erleben, 1777	54
Род пятипалых карликовых тушканчиков, Cardiocranius Satupin, 1903	55
Род трехпалых карликовых тушканчиков, Salpingotus Vinogradov, 1924	56
Род длинноухих тушканчиков, Euchorentes Sclater, 1841	57
Семейство дикобразных, Hystricidae Burnett, 1930	
Род дикобразов, Hystrix Linneus, 1758	58
Семейство американских дикобразов, Erethizotidae Thomas, 1897	
Род североамериканских дикобразов, Erethizon F. Cuvier, 1822	59
Семейство свинок, Caviidae Waterhouse, 1839	
Род морских свинок, Cavia Pallas, 1766	60
Семейство водосвинковых, Hydrochoeridae Gill, 1872	
Род водосвинок, Hydrochoreus Brisson, 1762	61
Семейство агутиевых, Dasyproctidae Smith, 1842	
Род агути, Dasyprocta Illiger, 1811	62
Семейство нутриевых, Myocastoridae Miller et Giddey, 1918	
Род нутрий, Myocastor Kerr, 1892	63

использовано понятие и термин край кости (Margo ossis), более точно определяющее особенности формы данной кости, чем термин шов (sutura), всегда характеризующий связь и форму двух костей. Например, при описании формы носовой кости рассматриваются ее боковой и лобный края (рис. 4), а весьма изменчивый последний подразделяется на медиальную и латеральную части как на отдельные признаки. В этом и других аналогичных случаях рисунки построены таким образом, чтобы дать представление о вариациях каждого признака и о наиболее распространенных их сочетаниях (рис. 5, 7, 9).

В табл. 2 дается описание вариаций перфоративных краниологических признаков у грызунов — наиболее легко обнаружи-

ваемых сквозных отверстий на черепе, хорошо отличающихся от мелких углублений, пористости кости и т. п. В таблице сознательно опущены такие характеристики отверстий, как «мелкое», «мельчайшее», «среднее», «крупное» и т. д. Описание вариаций ограничено наличием или отсутствием признака, а также числом (одиночное, двойное, множественное) и положением. Описываемые отверстия и их основные вариации показаны на рис. 1—3.

В табл. 3 описаны вариации жевательной поверхности коренных зубов в подсем. *Microtinae*. Как известно, жевательная поверхность коренных зубов у полевок сложна и состоит из эмалевых петель, ограничивающих дентиновые поля. Названия элементов жевательной поверхности, а также их сопоставление с элементами зубов грызунов бугорчатого типа даны по И. М. Громову (1962, 1977). Жевательная поверхность каждого зуба включает ряд признаков, в изменчивости которых были выделены достаточно хорошо различимые дискретные вариации. В качестве признаков были избраны следующие: передние и задние непарные петли, передние и задние стороны основных треугольников и прочих выступающих углов, вершины входящих и выступающих углов. Рассматривалась форма, пропорции и взаимное расположение элементов. Для M^1 и M^3 со сложным строением параконида и талонуса соответственно поверхность последних рассматривалась не как единый признак, а была разделена на несколько признаков (рис. 11—16, табл. 4).

Вариации некоторых признаков (формы и положения вершин входящих углов, формы вершин выступающих углов, передних и задних сторон основных треугольников у одного и того же зуба довольно сходны, что позволяет ограничиться описанием вариаций перечисленных признаков лишь одного из треугольников или углов зуба (избран передний наружный треугольник). При пользовании каталогом эти вариации могут быть легко отнесены ко всем остальным треугольникам. Для демонстрации этого на рисунках даются изображения вариаций разных треугольников.

В то же время характер и число вариаций названных признаков на разных зубах различны, что делает необходимым их описание отдельно для каждого зуба.

На основании собственных и литературных данных (Александрова, 1977; Агаджанян, 1984, 1985; Громов, 1951—1977; Лозан, 1971; Малеева, 1976, 1980; Сухов, 1976; Топачевский, 1977; и др.) показано, что вариации жевательной поверхности коренных зубов у древних и современных полевок однотипны. На примере 6 наиболее изученных вымерших родов иллюстрируется возможность применения каталога к ископаемым остаткам полевок (в табл. 4 буквенные обозначения: А — *Stachomys* Kowalski, 1960, Б — *Dolomys* Nehring, 1898, В — *Pliomys* Menely, 1914, Г — *Villanya* Kretzoi, 1956, Д — *Mimomys* F. Major, 1902, Е — *Allophajomys* Kormos, 1955).

Таблица 1
Форма костей черепа грызунов

Признак	Описание вариаций	Код вариаций	Вариация известна для родов	Примечание
Форма латерального края носовой кости <i>Margo lateralis nasalis</i> (Ml)	Край прямолинейный, идет почти параллельно Sin	Ml 1	1, 2, 3, 4, 5, 17, 20, 22, 30, 31, 32, 33, 34, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 54, 55, 63	
	Край прямолинейный, идет от широкой оральной к узкой аборальной части носовой кости	Ml 2	2, 3, 4, 5, 11, 12, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 27, 28, 31, 32, 36, 46	
	Край прямолинейный, идет от узкой оральной к широкой аборальной части носовой кости	Ml 3	58	
	Край в виде пологой выпуклой дуги	Ml 4	3, 4, 11, 12, 14, 20, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 41, 43, 45, 47, 50, 57	
	Край в виде пологой вогнутой дуги	Ml 5	1, 4, 5, 6, 14, 26, 27, 28, 47, 50, 51, 61, 63	
	Край прямолинейный с выемкой в средней части	Ml 6	3, 4, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 41, 51, 53, 54	
	Край в виде ломаной линии, идет от широкой оральной к суженной аборальной носовой кости	Ml 7	19, 20, 22, 28, 48, 50	
	Край дугообразный в оральной, прямолинейный в аборальной части носовой кости	Ml 8	4, 8, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 31, 37, 38, 39	
	Край волнообразный	Ml 9	26, 28, 44, 49, 53, 54, 56	
Форма медиальной части лобного края носовой кости (от Sin до пересечения с воображаемой линией,	Прямолинейный край образует с Sin прямой угол	Mfm 1	1, 3, 4, 5, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 28, 31, 32, 33, 39, 40, 43, 44, 47, 50, 52, 57, 58	Анализируется общий контур, просматривающийся при различном строении края — гладком или зуб-

идущей парасагиттально на половине ширины носовой кости) Margo frontalis pasalis, pars medialis (Mfm)	Прямолинейный край образует с Sin острый угол Прямолинейный край образует с Sin тупой угол Край образует один остроугольный аборальный зубец Край образует 2—3 аборальных зуба Край в виде аборально выпуклой дуги подходит к Sin под острым углом Край в виде аборально выпуклой дуги подходит к Sin под прямым углом Край отделен от Sprtx глубоким выростом лобной кости Прямолинейный край образует с Sprtx прямой угол Прямолинейный край образует с Sprtx острый угол Прямолинейный край образует с Sprtx тупой угол Край образует один остроугольный аборальный зубец Край образует два аборальных зуба Край в виде аборально выпуклой дуги (части дуги)	Mfm 2 Mfm 3 Mfm 4 Mfm 5 Mfm 6 Mfm 7 Mfl 1 Mfl 2 Mfl 3 Mfl 4 Mfl 5 Mfl 6 Mfl 7	1, 4, 5, 11, 12, 15, 16, 17, 20, 22, 24, 25, 26, 29, 31, 36, 41, 43, 63 1, 2, 4, 5, 6, 7, 13, 14, 17, 22, 23, 26, 28, 31, 33, 35, 37, 42, 45, 47, 48, 50, 51, 53, 54, 55, 56, 57 2, 4, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 20, 22, 23, 25, 27, 30, 32, 38, 41 14, 17, 22, 24, 41, 46, 47, 49 4, 5, 18, 22, 31, 32, 33, 34, 61 1, 4, 7, 20, 22, 31, 61 2, 3, 4, 5, 6, 11, 12, 13, 15, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 28, 31, 41, 42, 43, 45, 48, 53, 57, 58, 63 1, 4, 5, 11, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 26, 27, 31, 32, 41, 46, 47, 48 1, 2, 3, 4, 5, 14, 22, 23, 26, 31, 33, 35, 37, 41, 48, 51, 53, 54, 55, 56, 61 3, 4, 7, 11, 14, 15, 17, 22, 25, 29, 31, 36, 46, 47, 50, 52 1, 3, 4, 5, 12, 17, 18, 20, 22, 23, 24, 25, 27, 30, 32, 38, 44, 47 1, 22, 26, 49 4, 5, 7, 18, 22, 31, 33, 34, 61	чатом, если зубы не превышают ширину
--	---	---	--	--------------------------------------

Таблица 1 (продолжение)

Признак	Описание вариаций	Код вариации	Вариация известна для родов	Примечание
Положение выростов предчелюстной кости (Pr), <i>Situs prominientiae praemaxillaris</i> (Sipp)	Выросты оканчиваются на одном уровне с Mfn	Sipp 1	1, 2, 3, 4, 5, 6, 12, 14, 15, 18, 19, 20, 22, 25, 26, 28, 30, 31, 36, 37, 39, 41, 42, 47, 55, 57	
	Выросты оканчиваются оральнее Mfn	Sipp 2	2, 4, 5, 7, 14, 15, 17, 18, 22, 25, 28, 31, 40, 41, 45, 47, 58, 61, 63	
	Выросты оканчиваются аборальнее Mfn	Sipp 3	1, 3, 4, 5, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 38, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56	
Форма медиальной части теменного края лобной кости (от межлобного шва до пересечения с воображаемой парасагитальной линией, идущей от середины теменного края или от точки, в которой резко изменяется форма края) <i>Margo parietalis frontalis</i> <i>Margo medialis</i> (Mpm)	Прямолинейный край образует прямой угол с Sif	Mpm 1	1, 2, 3, 4, 6, 7, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 25, 26, 31, 43, 48, 49, 50, 51, 52, 54, 55, 57, 61, 63	
	Прямолинейный край образует острый угол с Sif	Mpm 2	4, 12, 14, 15, 20, 22, 23, 26, 27, 28, 31, 32, 41, 42, 44, 45, 46, 47	
	Прямолинейный край образует тупой угол с Sif	Mpm 3	1, 11, 12, 21, 22, 28, 47, 56	
	Край образует часть дуги, подходящей к Sif под углом, близким к прямому	Mpm 4	1, 15, 16, 18, 19, 20, 22, 26, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 38, 40, 58	
	Край образует часть дуги, подходящей к Sif под острым оральным углом	Mpm 5	17, 18, 22, 31, 32, 33	
	Край образует часть дуги, подходящей к Sif под острым аборальным углом	Mpm 6	4, 7, 17, 18, 19, 20, 22, 25, 31, 53	
	Край образует дугу	Mpm 7	11, 20, 22, 31	

Форма латеральной части теменного края лобной кости (от Мрт до точки схождения лобной, чешуйчатой и теменной костей). Margo parietalis frontalis pars lateralis (Mpl)	Прямолинейный край образует продолжение Мрт 1 Прямолинейный край образует продолжение Мрт 2 Прямолинейный край образует прямой угол с Мрт 1 Прямолинейный край образует тупой угол с Мрт 1 или с Мрт 3 Прямолинейный край образует тупой угол с Мрт 2 Прямолинейный край образует острый угол с Мрт 2 и абсоральный зубец Закругленный край образует продолжение Мрт 4, Мрт 5, Мрт 6 Закругленный край образует одну-две небольшие дуги Кость отсутствует Кость одиночная	Mpl 1 Mpl 2 Mpl 3 Mpl 4 Mpl 5 Mpl 6 Mpl 7 Mpl 8 Jp 1 Jp 2 Jp 3 Ll 1 Ll 2 Ll 3 Ll 4	1, 6, 11, 26, 48, 49, 50, 51, 52, 54, 61, 63 3, 11, 15, 20, 22, 23, 26, 27, 31, 32, 41, 45 1, 4, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 20, 21, 22, 23, 43, 55 2, 3, 4, 11, 12, 13, 22, 28, 42, 51, 57 15, 18, 19, 20, 22, 23, 25, 31, 41, 47, 53 6, 7, 11, 12, 21, 22, 23, 26, 31, 56 1, 4, 11, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 25, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 40, 47, 58 4, 7, 22, 31, 44, 46 1, 3, 4, 5, 6, 14, 25, 28, 55 1, 2, 8, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 61 7, 12, 15, 22, 25, 63 1, 7, 21, 38, 39, 53, 54, 55, 56, 58 1, 2, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 32, 35, 37, 38, 42, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 57 2, 11, 12, 15, 18, 19, 20, 22, 25, 31, 32, 33, 34, 41, 43, 44, 45, 46, 47, 61, 63 11, 24, 25, 40	Шов может быть сагиттальным или парасагиттальным
Отношение длины межтеменной кости к ее ширине Proportiones longitudinis et latitudinis interparietalis (Ll)	Длина ≥ ширины Длина ≥ половины ширины Длина ≥ четверти ширины Длина ≤ четверти ширины	Ll 1 Ll 2 Ll 3 Ll 4	1, 7, 21, 38, 39, 53, 54, 55, 56, 58 1, 2, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 32, 35, 37, 38, 42, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 57 2, 11, 12, 15, 18, 19, 20, 22, 25, 31, 32, 33, 34, 41, 43, 44, 45, 46, 47, 61, 63 11, 24, 25, 40	

Таблица 1 (продолжение)

Признак	Описание вариаций	Код вариаций	Вариация известна для родов	Примечание
Форма медиальной части теменного края межтеменной кости Margo parietalis interparietalis pars medialis (Mrір)	Край прямолинейный	Mrір 1	2, 15, 22, 23, 25, 26, 31, 32, 33, 34, 35, 41, 48, 54	
	Край имеет вид орально выпуклой дуги	Mrір 2	1, 11, 15, 17, 22, 24, 25, 26, 27, 31, 37, 39, 40, 50, 54, 55, 61	
	Край образует тупоугольный выступ	Mrір 3	7, 8, 11, 12, 18, 20, 25, 30, 31, 33, 35, 38, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 51, 52, 58	
	Край образует трапециевидный выступ	Mrір 4	19, 22, 31, 32	
	Край образует односторонний остроугольный выступ	Mrір 5	1, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 29, 31, 32, 36, 41, 43, 46, 47, 48, 56, 61, 63	
	Край образует двух-, трехвершинный выступ	Mrір 6	11, 13, 19, 20, 22, 25, 31, 49, 50, 63	
	Край образует острый абсоральный зубец	Mrір 7	2, 7, 57	
Форма медиальной части затылочного края межтеменной кости Margo occipitalis interparietalis pars medialis (Moір)	Край прямолинейный	Moір 1	1, 2, 11, 12, 13, 15, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 32, 33, 35, 36, 38, 39, 41, 44	
	Край имеет вид абсорально выпуклой дуги	Moір 2	1, 2, 11, 15, 16, 18, 19, 20, 22, 23, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 43, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 52, 55, 56, 57	
	Край имеет вид абсорально тупого угла	Moір 3	11, 18, 22, 25, 26, 27, 31, 36, 37, 47, 53, 54, 58	
	Край трапециевидный	Moір 4	12, 19, 22, 31, 41, 42, 47, 48, 51	
	Край вогнутый	Moір 5	7, 11, 13, 15, 18, 24, 25, 31, 40, 43, 50, 54, 61, 63	

Форма латеральной части межтеменной кости Pars lateralis interparietalis (Lip)	Теменной и затылочный края Jr в латеральной части сходятся, образуя «крылья»	Lip 1	1, 7, 11, 12, 13, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 53, 54, 61, 64	Форма «крыльев» варьируется как самостоятельный признак
	«Крылья» отсутствуют; теменной и затылочный края Jr соединены боковым швом, образованным Jr с parietale, Jr с occipitale, Jr с squamosum	Lip 2	1, 2, 7, 8, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 27, 30, 31, 32, 33, 35, 36, 38, 41, 43, 45, 46, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58	
Форма костной перегородки между резцовыми отверстиями Septum foramina incisiva (Sep)	Не имеет расширений	Sep 1	2, 3, 4, 6, 7, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 30, 31, 32, 33, 34, 37, 39, 41, 42, 46, 56	
	Расширена в оральной части	Sep 2	5, 8, 10, 11, 12, 22, 26, 27, 29, 44, 47, 48, 51, 52, 53, 54, 57, 63	
	Расширена в средней части	Sep 3	1, 19, 22, 25, 27, 39, 44, 45, 47, 49, 50, 55, 58, 59	
	Расширена в аборальной части	Sep 4	38, 43, 61	
Состав костной перегородки между резцовыми отверстиями Composition septae foramina incisiva (Csep)	Образована только выростами рпх и пх	Csep 1	2, 3, 4, 6, 7, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 30, 31, 32, 33, 34, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 46, 50, 54, 55, 56, 57, 61	
	В средней части имеется образованная сошником перемычка	Csep 2	5, 19, 22, 25, 26, 27, 33, 42, 44, 48	
	Образована выростами пх и сошником	Csep 3	7, 8, 11, 26, 27, 48, 54, 55, 58, 61, 63	
	Образована сошником (выросты рпх и пх не развиты)	Csep 4	1, 22, 23, 28, 48, 51, 59, 62	

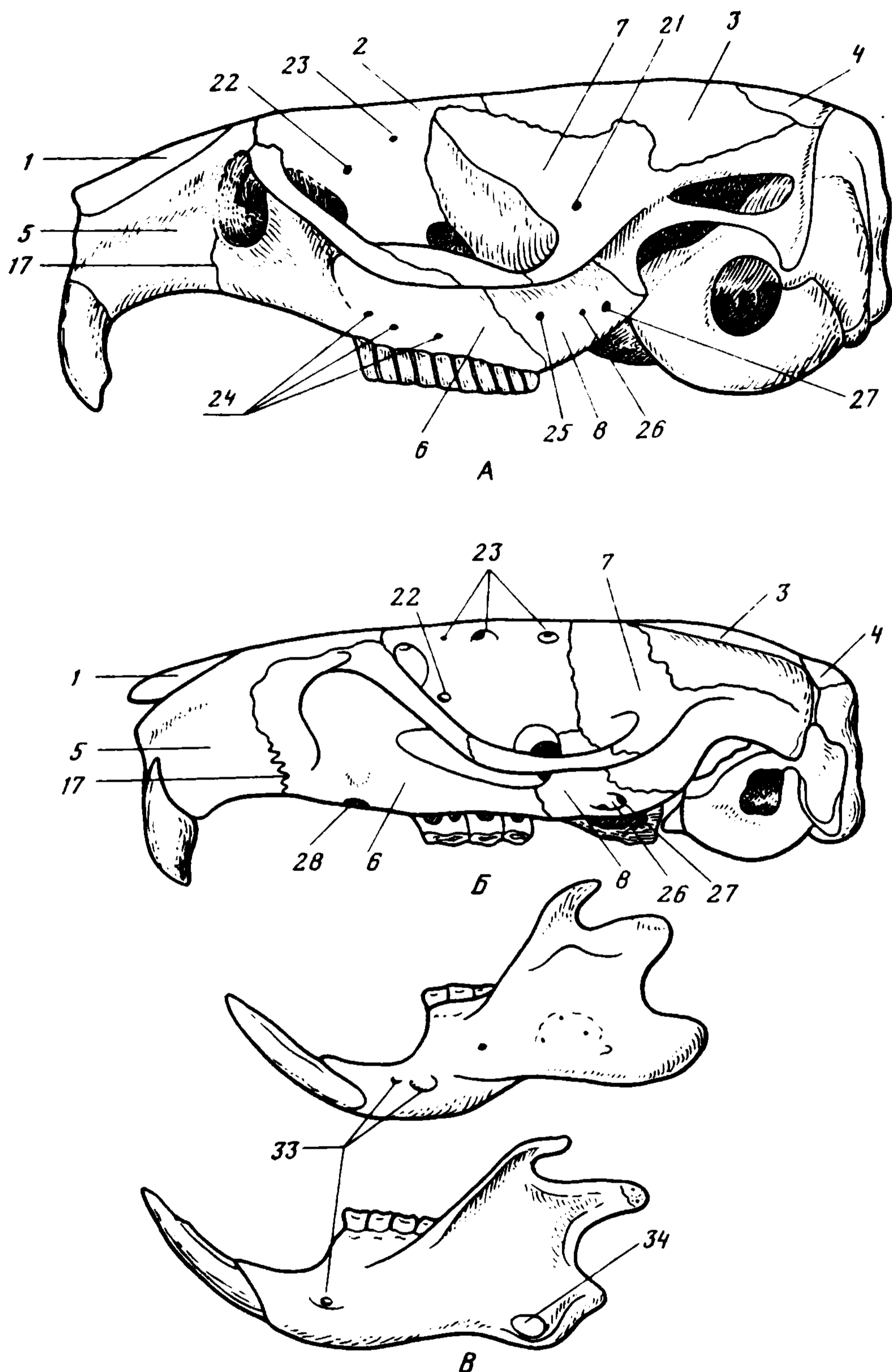


Рис. 2. Латеральная сторона черепа восточноевропейской полевки (А), серой крысы (Б) и нижние челюсти полевки и лесной сони (В)

Условные обозначения те же, что и на рис. 1

Рис. 4. Форма костей носового отдела черепа

А — схема: *Мl* — латеральный край носовой кости; *М/п* — лобный край носовой кости; *М/м* и *М/л* — его медиальная и латеральная части (пунктир — парасагиттальная воображаемая линия их разделяющая), *Рр* — выросты предчелюстной кости; Б — вариации формы латерального края носовой кости

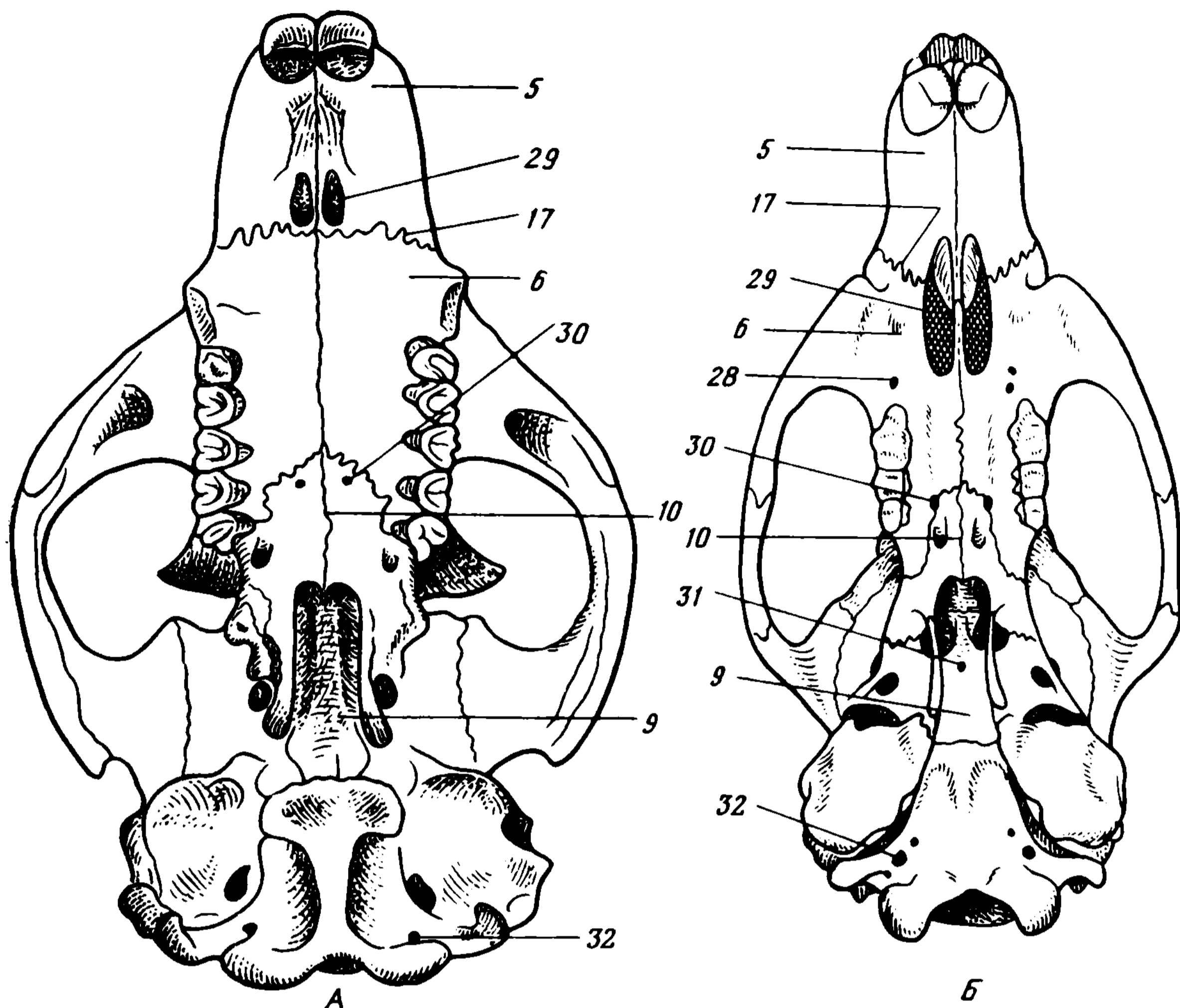
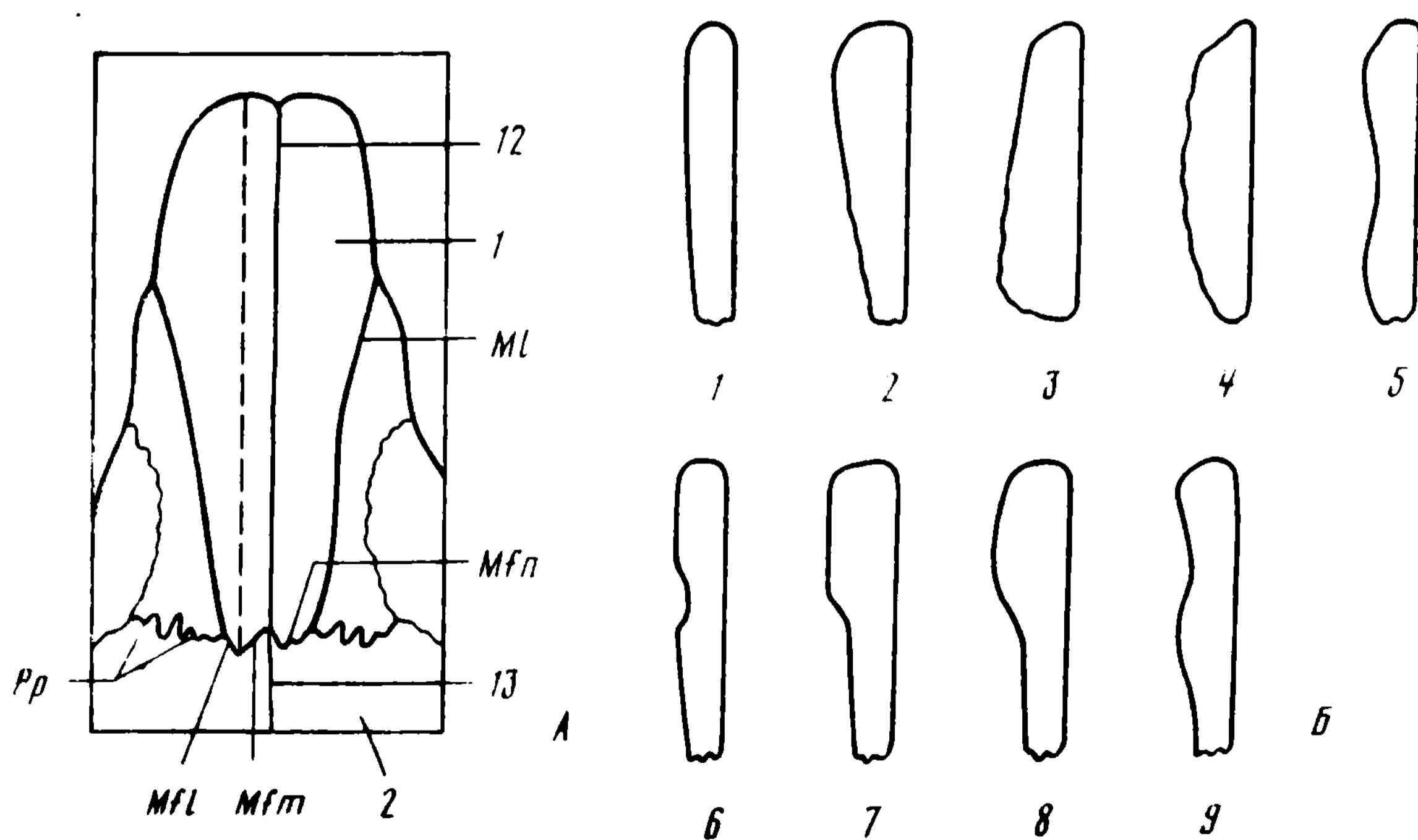


Рис. 3. Вентральная сторона черепа обыкновенного сурка (А) и серой крысы (Б)

Условные обозначения те же, что и на рис. 1



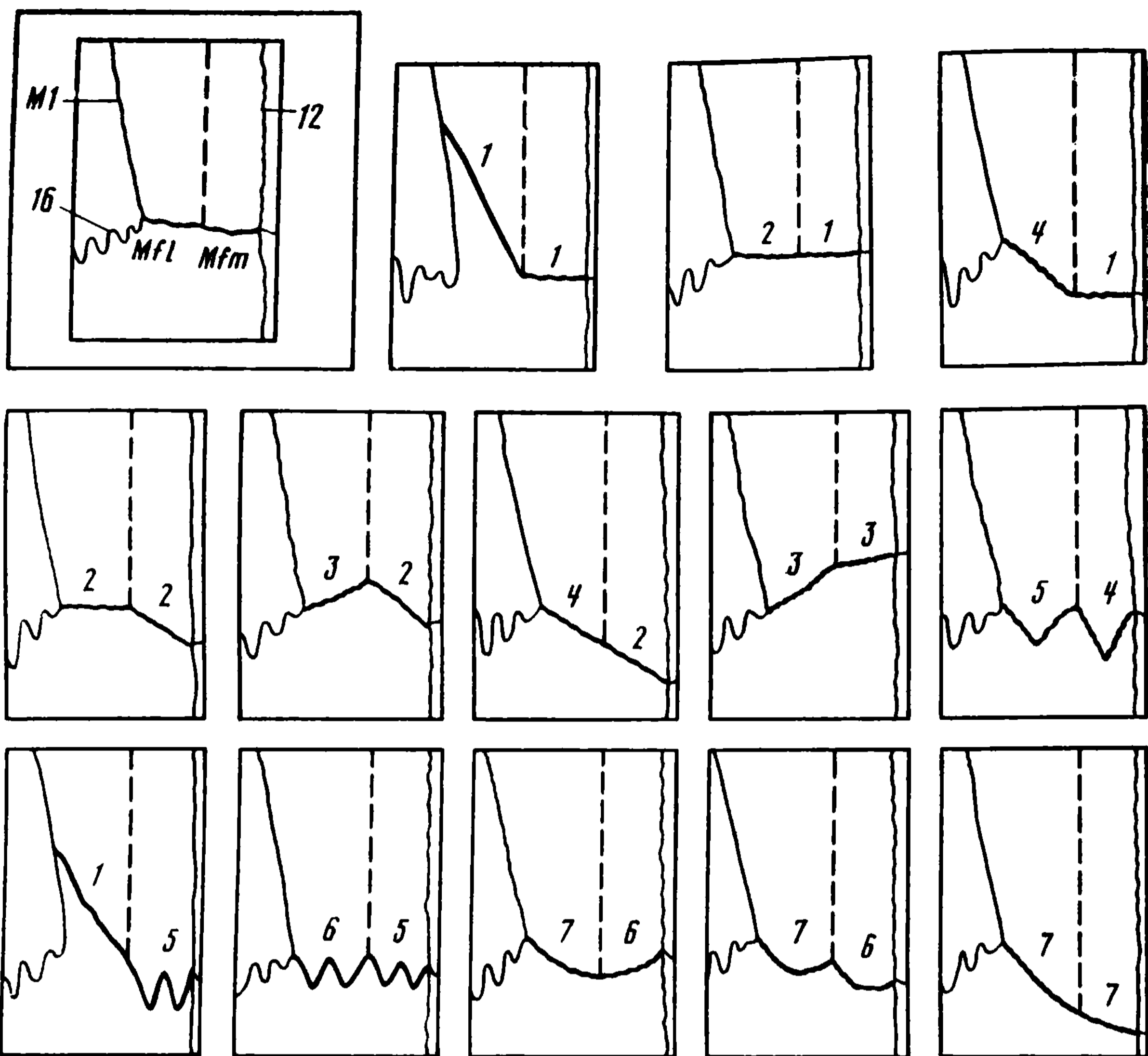


Рис. 5. Основные вариации формы медиальной и латеральной частей лобного края носовой кости (левая сторона) и наиболее распространенные их сочетания

Условные обозначения те же, что и на рис. 4, цифры соответствуют номерам вариаций *Mfm* и *Mfl* в табл. 1

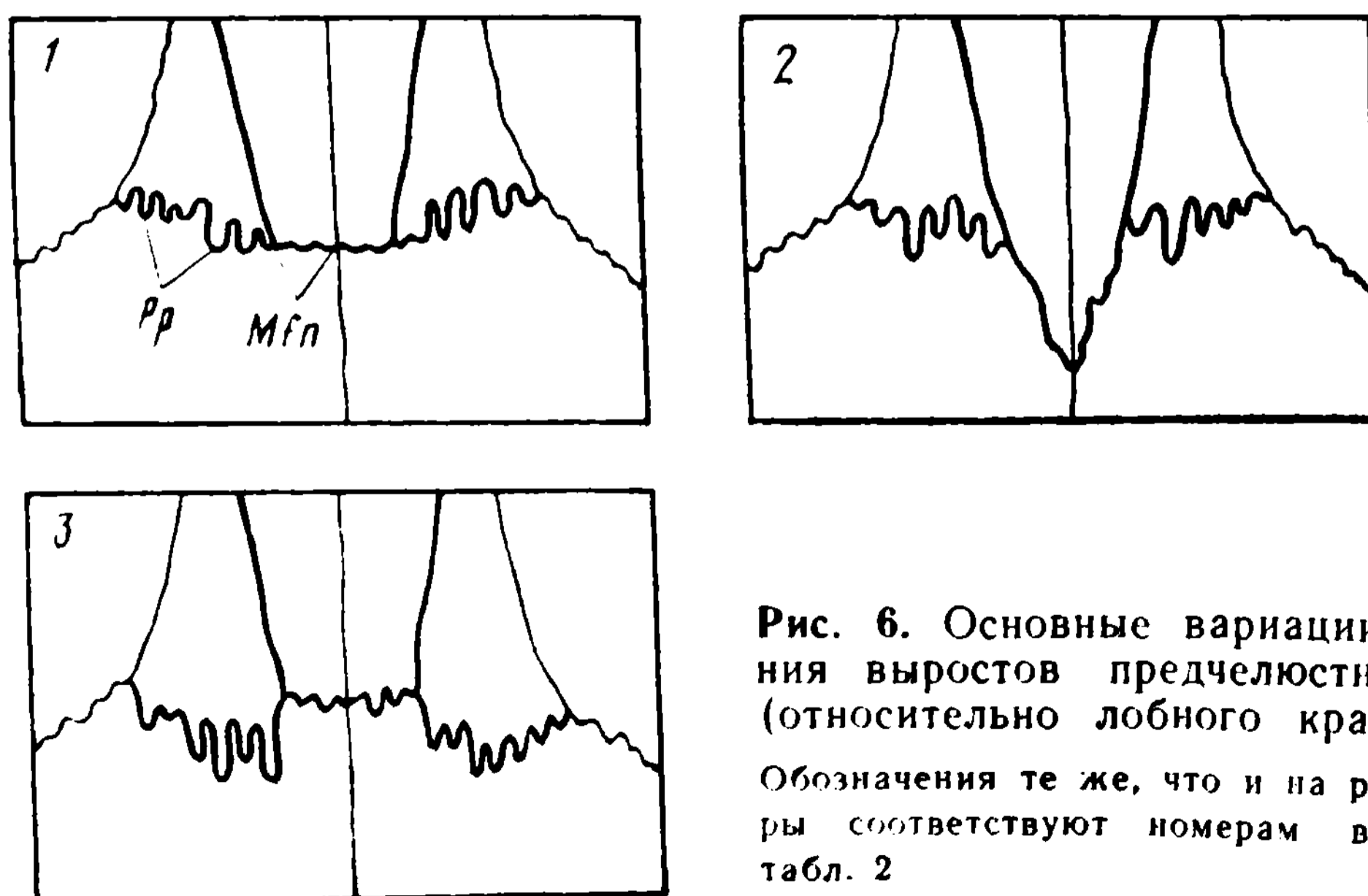


Рис. 6. Основные вариации положения выростов предчелюстной кости (относительно лобного края nasale)
Обозначения те же, что и на рис. 4, цифры соответствуют номерам вариаций в табл. 2

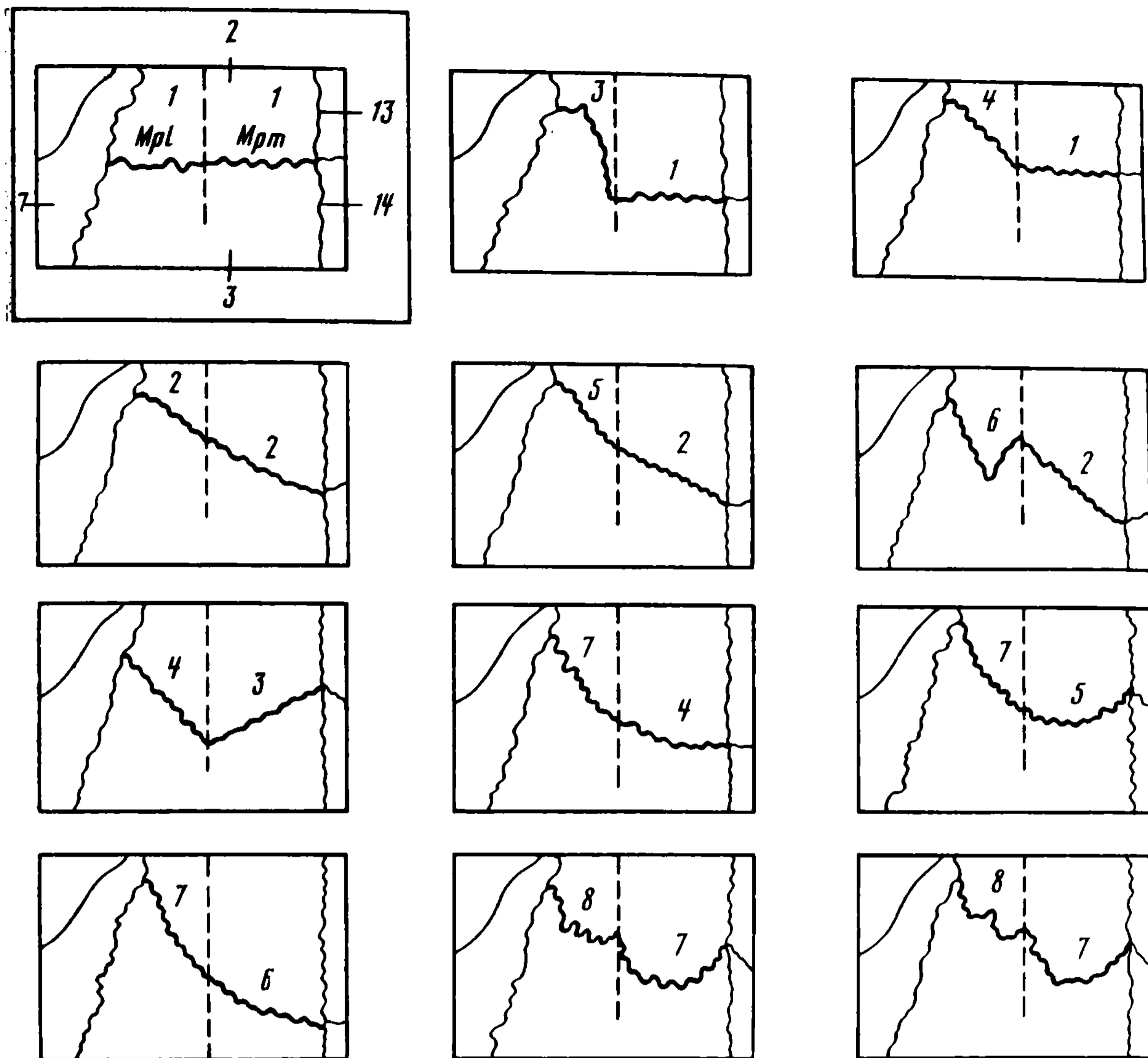


Рис. 7. Основные вариации формы медиальной и латеральной частей теменного края лобной кости (левая сторона) и наиболее распространенные их сочетания

Mpt — медиальная, *Mpl* — латеральная часть теменного края лобной кости. Цифры соответствуют номерам вариаций *Mpt* и *Mpl* в табл. 1. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

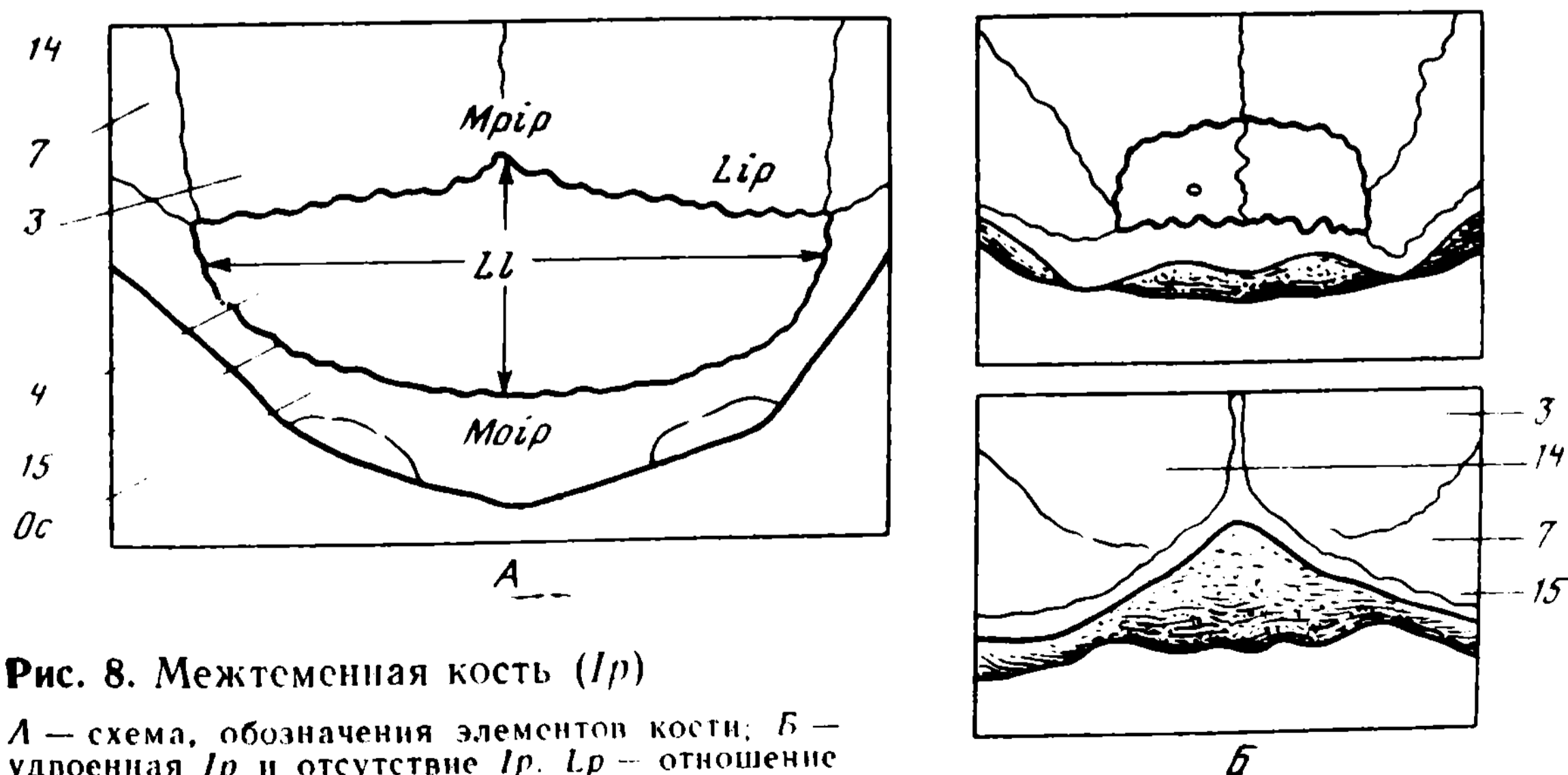
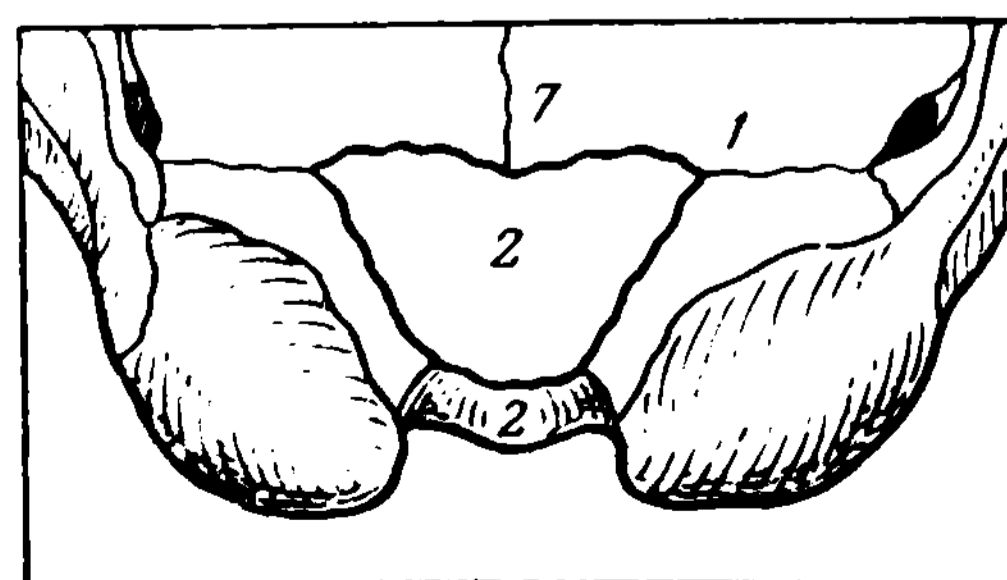
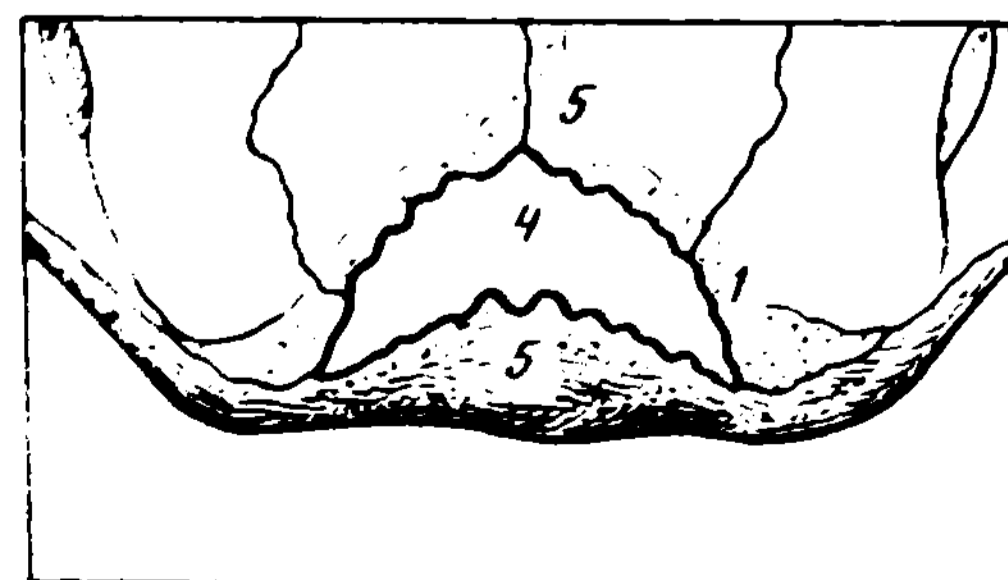
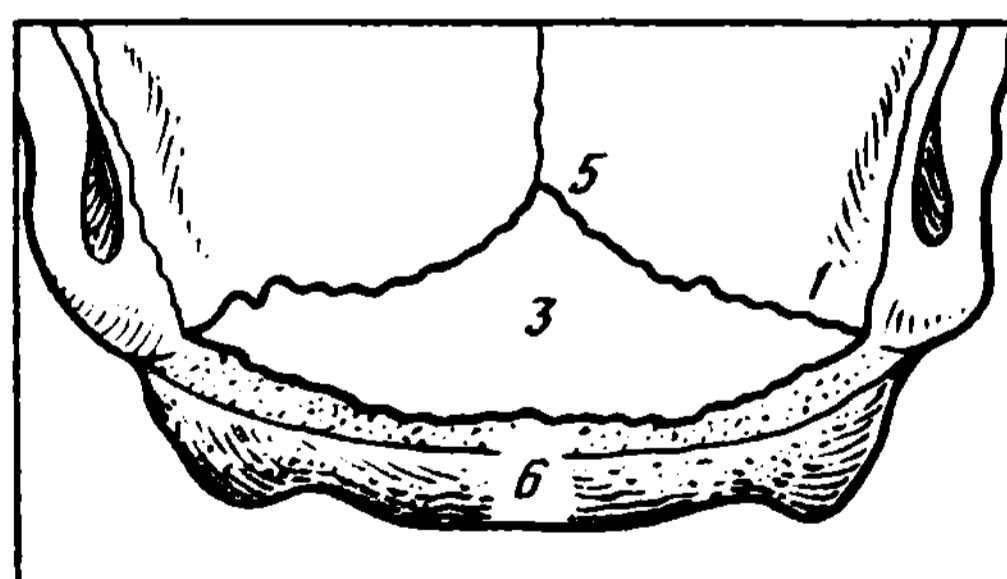
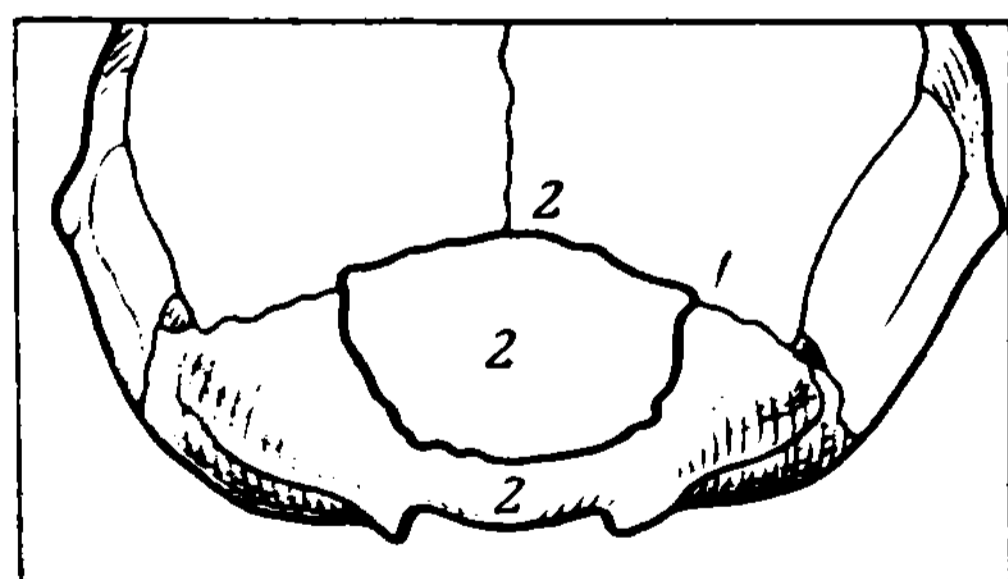
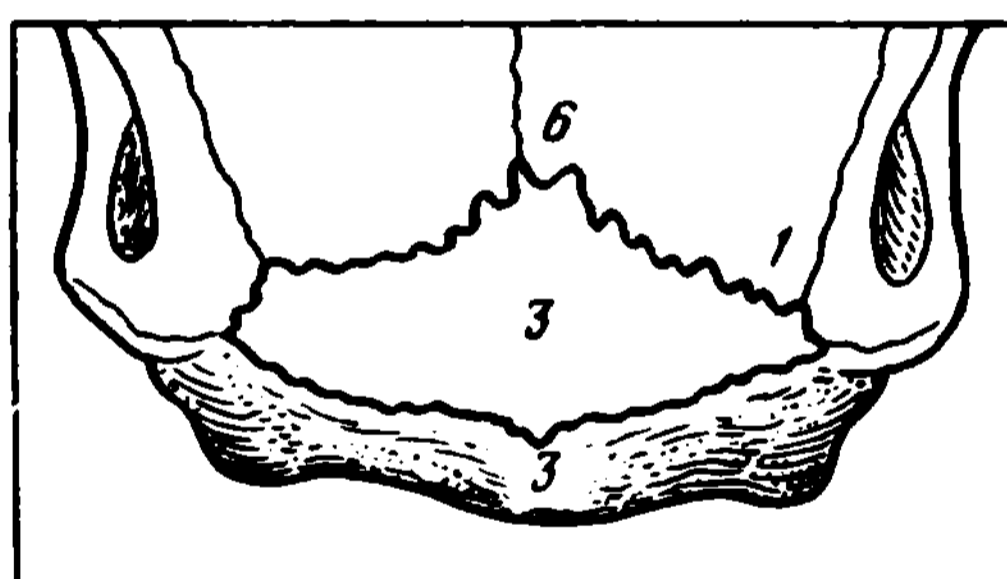
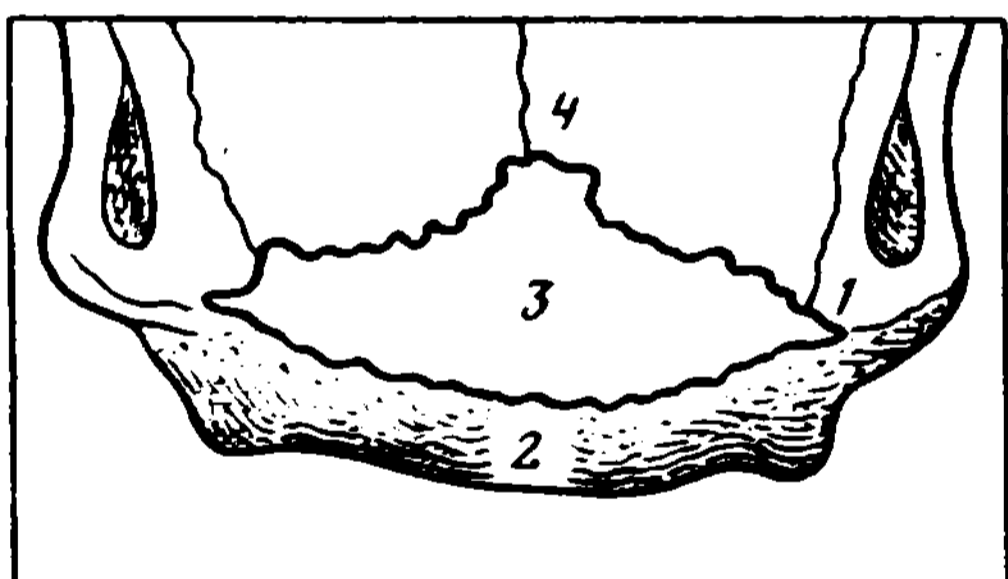
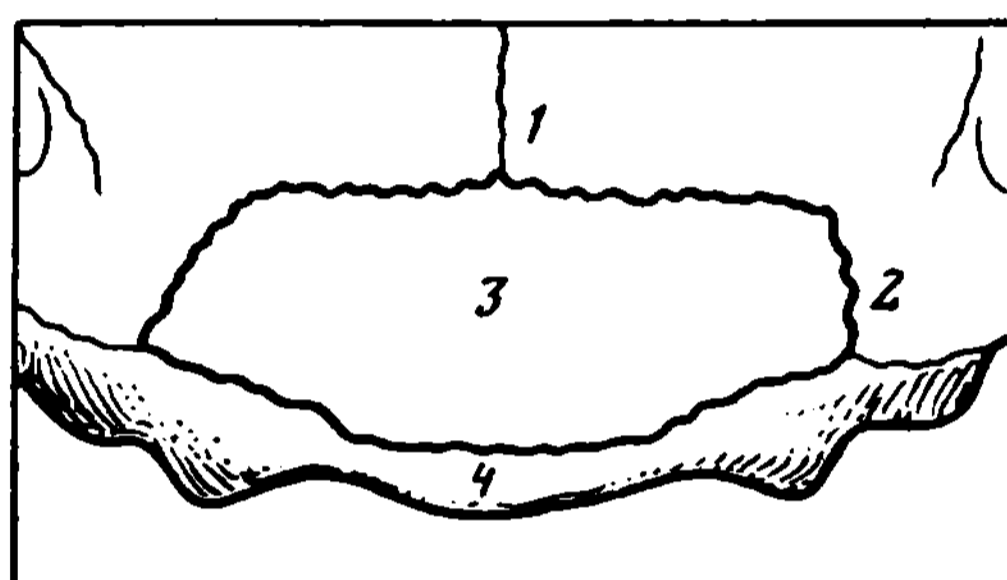
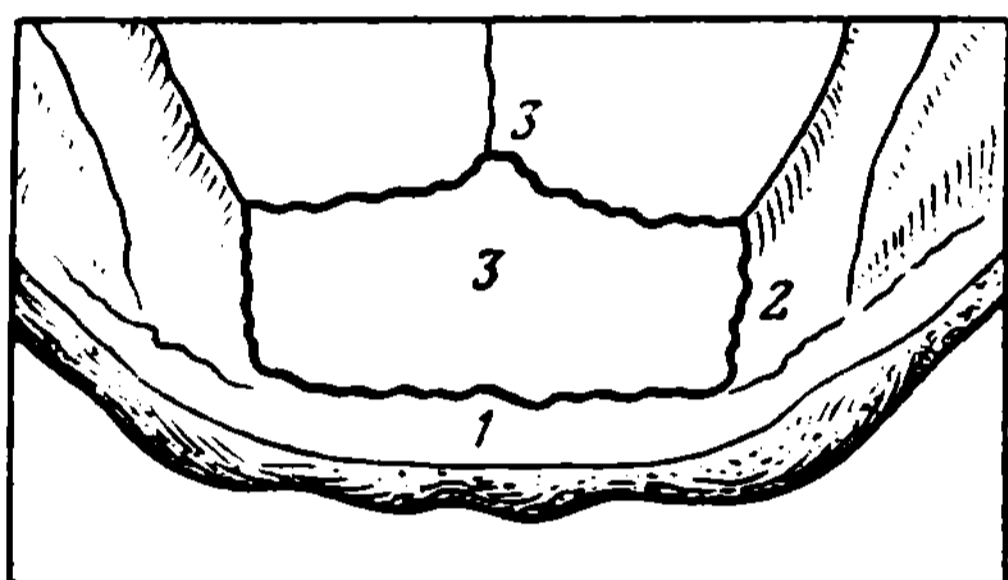
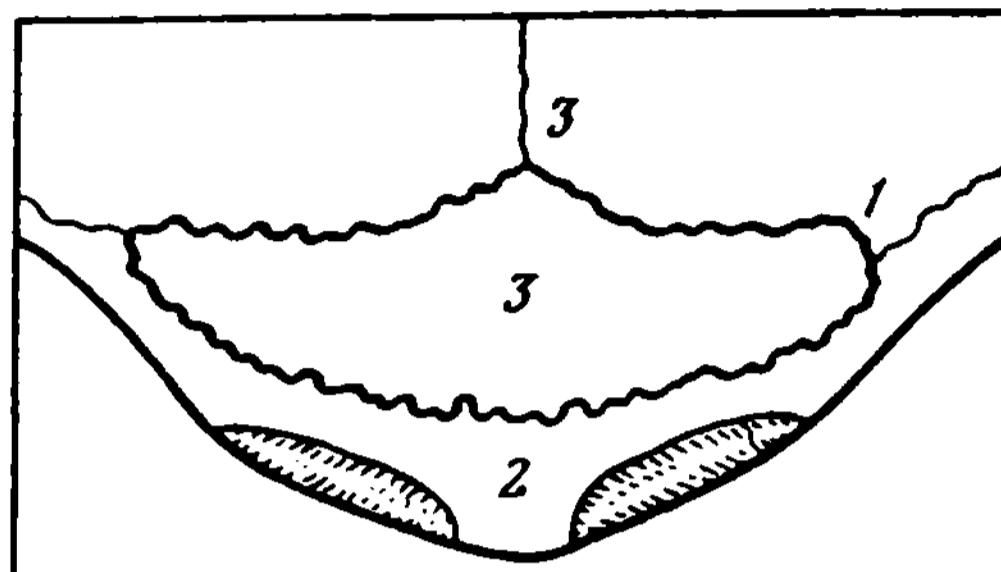
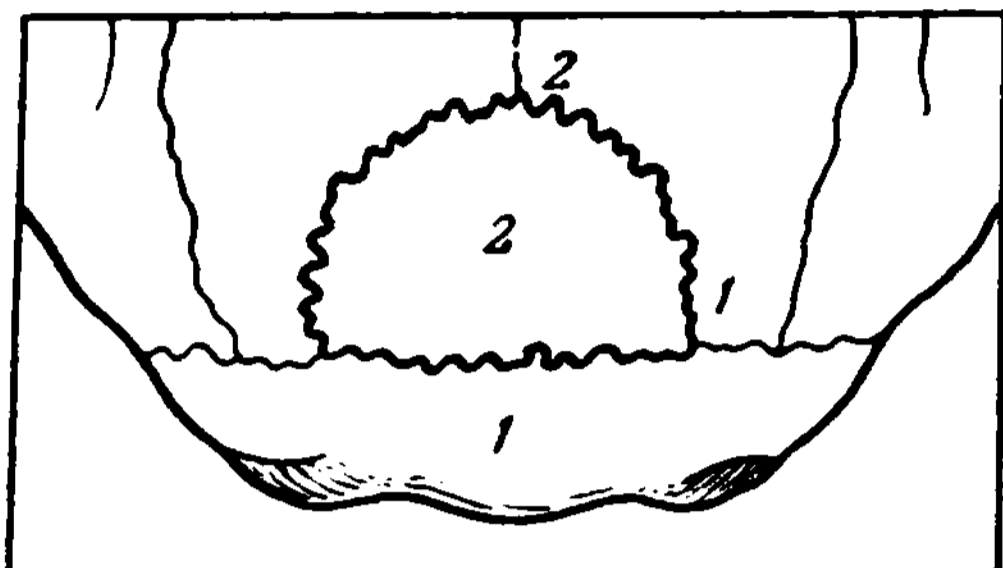
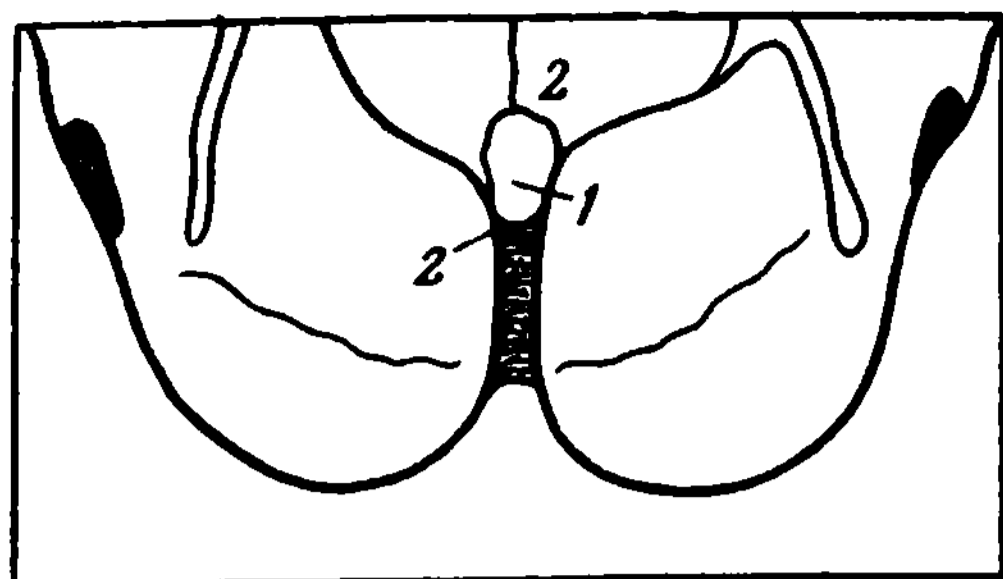
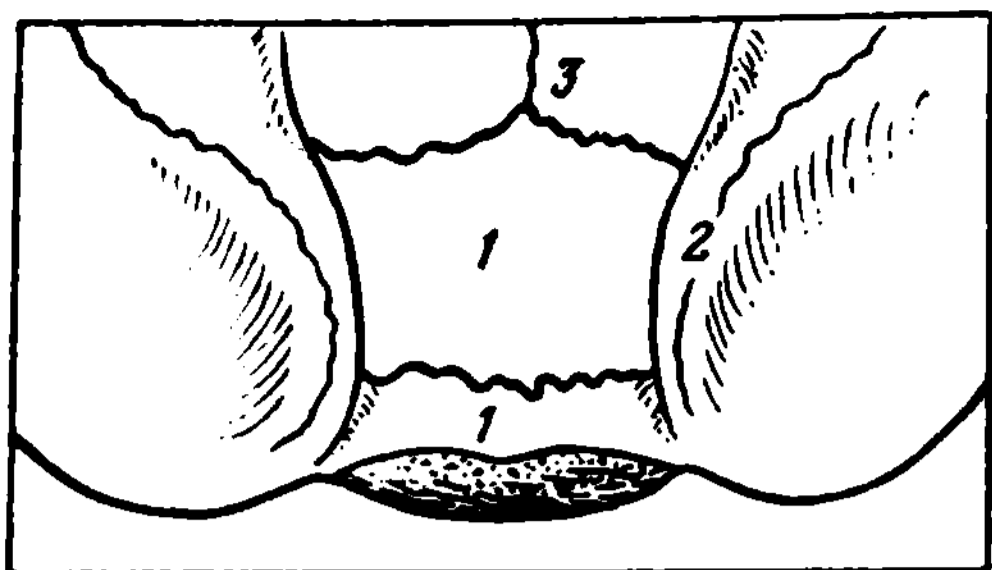


Рис. 8. Межтеменная кость (*Ip*)

A — схема, обозначения элементов кости; *B* — удвоенная *Ip* и отсутствие *Ip*. *Lp* — отношение длины *Ip* к ширине; *Mpir* — форма медиальной части теменного края; *Moip* — форма медиальной части затылочного края; *Lip* — форма латеральной части; *Oc* — затылочная кость. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1



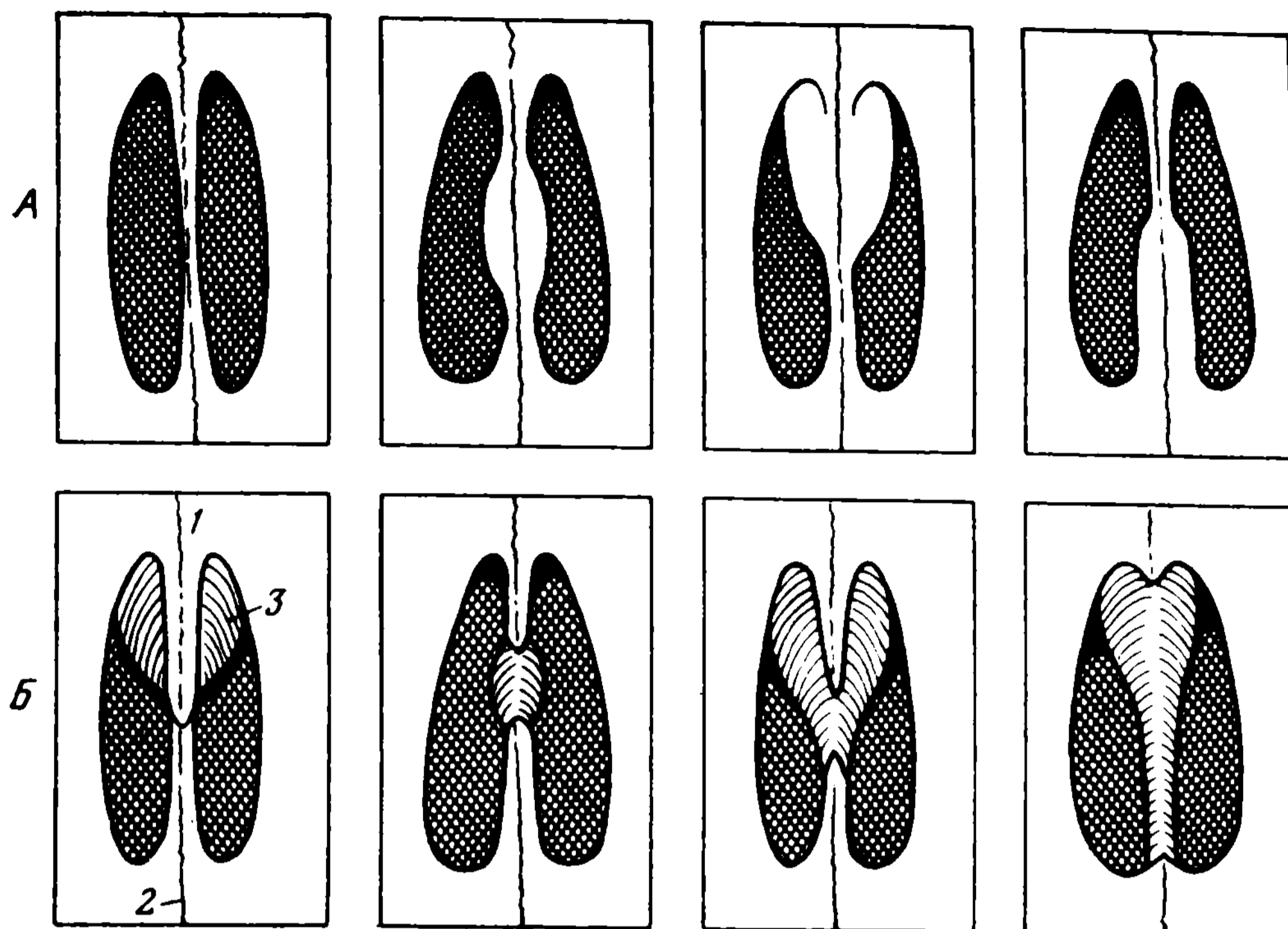


Рис. 10. Основные вариации формы (А) и состава (Б) костной перегородки между резцовыми отверстиями (положение отверстий см. рис. 3)

1 — выросты предчелюстной и 2 — верхнечелюстной костей; 3 — сошник

Таблица 4, посвященная вариациям жевательной поверхности коренных зубов в семействе Muridae, построена таким образом, что исследователь в соответствии со своими задачами может ограничиться констатацией отклонений в строении каждого коренного зуба или проводить анализ изменчивости каждого бугорка верхних и нижних коренных зубов (рис. 17—22). Идентификация бугорков на верхних и нижних зубах проведена в соответствии с терминологией А. И. Аргиропуло (1940), бугорки третьего нижнего коренного зуба не идентифицированы и обозначены буквенными символами.

Рис. 9. Основные вариации формы межтеменной кости

Цифры внутри *Ip* соответствуют номерам вариаций *Ll*, цифры над медиальной частью теменного края — номерам вариаций *Mrip*, цифры справа — номерам вариаций *Lip*, цифры под медиальной частью затылочного края — номерам вариаций *Moip* табл. 1

Таблица 2
Перфоративные краниологические признаки у грызунов

Признак	Описание вариаций	Код вариации	Вариация известна для родов	Примечания
Отверстие на чешуе лобной кости Foramen squamae frontalis (Ff)	Отверстие отсутствует	Ff1	1, 2, 3, 4, 7, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 25, 26, 27, 28, 31, 41, 42, 43, 44, 45, 46	
	Одиночное в оральной части чешуи	Ff2	4, 5, 7, 13, 17, 19, 22, 23, 25, 26, 31, 34, 54, 58, 61, 63	
	Одиночное в средней части чешуи	Ff3	18, 22, 25, 26, 27, 31, 58, 61	
	Одиночное в аборальной части чешуи	Ff4	15, 31, 58, 63	
Отверстие на височной (чешуйчатой) кости Foramen temporalis (squamosus) (Ft)	Двойное или множественное	Ff5	22, 23, 24, 28	
	Отверстие отсутствует	Ft1	1, 3, 4, 7, 10, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 31, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 54, 58, 59, 63	
		Ft2	2, 3, 4, 5, 6, 7, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 31, 50, 61, 62	
		Ft3	2, 4, 5, 18, 20, 25, 26, 27, 28, 31, 33	
	Одиночное			
	Двойное или множественное	Fp1	1, 2, 3, 4, 5, 7, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 31, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 58, 61	
		Fp2	5, 7, 12, 17, 25, 28, 31, 54, 63	
		Fp3	12, 14, 28, 31	
Отверстие на теменной кости Foramen parietalis (Fp)	Отверстие отсутствует	Fip1	1, 2, 4, 7, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 31, 41, 42, 43, 44, 45, 54, 58, 61	
	Одиночное			
	Двойное или множественное			
	Отверстие отсутствует			
Отверстие на межтеменной кости Foramen interparietalis (Fip)	Отверстие отсутствует	Fip2	15, 20, 22, 27, 31, 34, 63	

Переднее орбитальное отверстие Foramen orbitalis anterior (Foa)	Двойное или множественное Отверстие отсутствует	Fip3 Foa1	11, 12, 13, 20, 22, 25, 26, 27 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 14, 18, 22, 26, 31, 41, 42, 50, 54, 56, 57, 59, 63
	Одиночное	Foa2	1, 3, 4, 5, 11, 12, 13, 18, 19, 22, 26, 27, 31, 58, 61, 62
Верхнее орбитальное отверстие Foramen orbitalis superior (Fos)	Двойное или множественное Отверстие отсутствует	Foa3 Fos1	5, 18, 19, 22, 27, 31 1, 2, 3, 4, 5, 10, 14, 17, 18, 21, 22, 25, 31, 41, 46, 50, 54, 58, 59
	Одиночное	Fos2	5, 9, 11, 12, 13, 17, 18, 21, 22, 25, 26, 27, 31, 41, 42, 47, 49, 52, 57, 61, 63
	Двойное или множественное	Fos3	3, 5, 7, 12, 18, 22, 24, 26, 27, 31, 61, 63
Верхнечелюстные альвеолярные отверстия у первого коренного зуба Foramina alveolaris maxillaris regio molaris anterior (Fam)	Отверстия отсутствуют	Fam1	1, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 24, 26, 27, 28, 31, 41, 42, 43, 44, 45, 50, 59, 61, 62, 63
	Одиночные	Fam2	1, 2, 4, 16, 18, 22, 26, 28, 31, 58
	Двойные или множественные	Fam3	1, 7, 14, 15, 18, 22, 25, 26, 27, 31, 58
Отверстие на нижнем крае крылоклиновидной кости Foramen alisphenoidium (Fas)	Отверстие отсутствует	Fas1	3, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 22, 26, 27, 28, 31, 41, 43, 44, 50, 54, 58, 61, 63
	Одиночное	Fas2	2, 3, 4, 7, 15, 16, 18, 19, 22, 23, 24, 25, 26, 31, 40, 51, 52, 63
Положение круглого отверстия Situs foramen rotundum (For) (Sifr)	For отделено от Fov широкой горизонтальной перемычкой For отделено от Fov широкой вертикальной перемычкой	Sifr1 Sifr2	3, 4, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 22, 24, 41, 43, 45, 46, 58, 59 1, 2, 5, 7, 9, 10, 15, 18, 19, 21, 22, 25, 27, 31, 32, 41, 44, 53, 63
	For в общей с Fov впадине; отделено узкой перегородкой «столбиком», расположенным в середине впадины	Sifr3	4, 8, 14, 18, 19, 20, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 31, 35, 37, 40, 44, 49, 50, 51, 54, 55, 56, 57, 61

Вариации признака над остальными коренными зубами аналогичны и учитываются по той же схеме. Ложно-коренные зубы не анализировались

Таблица 2 (продолжение)

Признак	Описание вариаций	Код вариации	Вариация известна для родов	Примечания
Положение круглого отверстия Situs foramen rotundum (For) (Sifr)	«Столбик» сдвинут к оральному краю впадины «Столбик» полностью или частично редуцирован. For и Fov не разделены Отверстие одиночное	Sifr4 Sifr5 Fov1	22, 23, 26 4, 22, 26, 28, 33, 51, 52, 54, 55 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 18, 22, 26, 27, 28, 31, 41, 43, 44, 45, 46, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 60, 61, 63	
Овальное отверстие Foramen ovale (Fov)	Двойное	Fov2	1, 18, 22, 31, 41, 58, 60	Разделено узкой перегородкой
Отверстие на верхнечелюстной кости в области диастемы Foramen maxillare regio diastemae (Fd)	Отверстие отсутствует Одиночное	Fd1 Fd2	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 18, 22, 25, 26, 27, 28, 31, 33, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 49, 50, 53, 54, 56, 57, 58, 59, 61, 62, 63 11, 18, 22, 25, 26, 27, 31, 48, 49, 50, 51, 52, 55	
Положение резцовых отверстий относительно челюстного предчелюстного шва Situs foramina incisiva et suturae maxillo-praemaxillaris (Sifs)	Двойное или множественное Шов проходит аборальнее Fin Шов проходит к передней трети Fin Шов подходит к середине Fin	Fd3 Sifs1 Sifs2 Sifs3	2, 20, 25, 40, 58, 59, 62 8, 9, 10, 11, 12, 13, 18, 19, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 43, 44, 45, 47, 49, 52, 56, 61, 63 5, 7, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 30, 31, 35, 37, 41, 43, 54	
Положение резцовых отверстий относительно щечного	Шов подходит к последней трети Fin Аборальные края Fin не достигают до щечного ряда зубов	Sifs4 Sifm1	1, 3, 4, 6, 16, 17, 20, 24, 28, 39, 41, 58 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 18, 22, 23, 25, 26,	

ряда зубов Situs foramina incisiva et molares (Sifm)	Аборальные края Fin доходят до начала щечного ряда зубов Аборальные края Fin заходят за переднюю линию щечного ряда зубов Край закругленный	Sifm2 Sifm3	27, 28, 30, 31, 35, 38, 41, 42, 43, 44, 46, 53, 54, 56, 58, 59, 61, 62, 63 19, 22, 26, 29, 31, 32, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 54 32, 33, 34, 36, 47, 48, 50, 55, 57
Форма переднего края резцовых отверстий Margo anterior foraminis incisivum (Maf)	Заостренный	Maf1 Maf2	1, 8, 9, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 29, 31, 32, 33, 35, 36, 37, 38, 40, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 59, 62 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 14, 16, 18, 20, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 30, 31, 32, 35, 36, 39, 41, 42, 43, 46, 47, 50, 51, 55, 56, 57, 58, 61, 63
Форма заднего края резцовых отверстий Margo posterior foraminis incisivum (Mpf)	Край закругленный	Mpf1	2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 31, 32, 33, 34, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 58, 59, 62, 63
Нёбное отверстие Foramen palatinum (Fpal)	Заостренный	Mpf2	1, 6, 12, 16, 17, 22, 25, 28, 30, 31, 37, 49, 50, 56, 57, 61, 63
	Отверстие одиночное	Fpal1	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 17, 18, 20, 21, 22, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 35, 38, 40, 41, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 61, 62, 63
	Двойное	Fpal2	3, 5, 15, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 29, 30, 31, 42, 51, 52

Учитываются только крупные отверстия

Таблица 2 (продолжение)

Признак	Описание вариаций	Код вариации	Вариация известна для родов	Примечания
Положение нёбного отверстия относительно зубов щечного ряда Situs foraminis palatini et molaris (Sifp)	Отверстие расположено оральнонее М ²	Sifp1	9, 21, 31, 33, 38, 39, 40, 49, 58, 62	
	Расположено на уровне М ²	Sifp2	8, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 31, 33, 34, 35, 36, 46, 48, 50, 51, 52, 53, 54, 56, 57	
	Расположено аборальнее М ²	Sifp3	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 18, 22, 23, 32, 35, 41, 42, 44, 45, 47, 55, 58, 59, 61, 63	
	Расположено аборальнее М ³	Sifp4	1, 43	
Отверстие в медиальной части основной клиновидной кости Foramen basisphenoides medialis (Fbs)	Отверстие отсутствует	Fbs1	2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 50, 51, 54, 56, 57, 58, 59, 61, 62	Может быть сдвинуто аборальнее и располагаться на стыке с основной затылочной костью
	Одиночное	Fbs2	1, 3, 4, 5, 11, 12, 13, 14, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 28, 31, 41, 44, 45, 46, 52, 63	
	Отверстие отсутствует	Fh1	17, 31, 51	
	Одиночное	Fh2	1, 2, 3, 4, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 18, 21, 22, 24, 26, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 35, 36, 39, 41, 42, 49, 51, 58, 59, 61, 63	
Подъязычное отверстие Foramen hypoglossum (Fh)	Двойное	Fh3	3, 4, 5, 6, 11, 16, 18, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 41, 49	
	Множественное	Fh4	4, 5, 6, 18, 22, 27, 31	

Таблица 2 (окончание)

Признак	Описание вариаций	Код вариации	Вариация известна для родов	Примечания
Подбородочное отверстие Foramen mentale (Fm)	Отверстие отсутствует	Fm1	7, 14, 22, 25, 26, 31, 47, 48, 50, 52, 54, 59, 63	
	Одиночное	Fm2	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 51, 53, 56, 57, 58, 61, 62	
		Fm3	1, 4, 11, 16, 18, 22, 30, 31, 32, 33, 59, 61	
		Fm4	18, 31, 58	
	Множественное	Fan1	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 47, 58, 59, 60, 61, 62, 63	
Отверстие в основании углового отростка нижней челюсти Foramen angularis (Fan)	Отверстие отсутствует	Fan2	42, 43, 44, 45, 46, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57	
	Имеется			

Таблица 3
Жевательная поверхность коренных зубов в подсемействе

Признак	Описание вариации	Код вариации	Известна для родов	Примечания
Передняя поверхность непарной петли паракониды первого нижнего коренного зуба <i>Facies anterieus lemnisci paracopidi impar molaris primus inferiori (Ali)</i>	Равномерно округлая, выпуклая Имеет в центре угол, близкий к прямому Имеет острый или близкий к прямому угол, смещенный к внутренней стороне Плоская, образует с боковыми сторонами петли хорошо выраженные тупые углы С двумя острыми углами и углублением между ними С тремя острыми углами и углублениями между ними «Мелкоскладчатая» Рассеченная	Ali1 Ali2 Ali3 Ali4 Ali5 Ali6 Ali7 Ali8 Jli1	15, 18, 19, 20, 21, 22, 25, б, в, г, д, е 15, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 24, в 15, 16, 17, 19, 22, 24, в 18, 20, 22, 23, 24 18, 22, 23, 24 22, 24 22, 24, д, е 22, 24, а 18, 19, 20, 22, 23, 25, в, г, д, е 16, 17, 18, 19, 20, 22, 24, г, д, е 15, 16, 17, 19, 22, 24	
Внутренняя поверхность непарной петли параконидного отдела M_1 <i>Facies internus lemnisci paracopidi impar M_1 (Jli)</i>	Равномерно округлая, выпуклая Имеет в центре угол, близкий к прямому Имеет в центре выступ с острой вершиной Имеет в центре два выступа с острыми вершинами и углублением между ними С острым углом, вершина которого вытянута и направлена назад Вогнутая	Jli2 Jli3 Jli4 Jli5 Jli6	15, 18, 19, 21, 22, 24, а, б 20, 22, 23, 24, а, в	

Наружняя поверхность передней непарной петли параконидного отдела M_1 Facies externus lemnisci paracopidi imtrag M_1 (Eli)	«Мелкоскладчатая» Рассеченная Равномерно округлая, выпуклая Имеет в центре угол, близкий к прямому	Jli7 Jli8 Eli1 Eli2	22, 24, а 22, 24, а 20, 22, 23, 25, в, е 17, 18, 19, 20, 22, 24, в, е
	Имеет в центре выступ с острой вершиной	Eli3	22, 24
	С двумя острыми выступами в центре и углублением между ними	Eli4	22
	С четырьмя острровершинными выступами	Eli5	22
Имеет острый угол с вытянутой назад или в сторону вершиной Вогнутая «Мелкоскладчатая» Рассеченная	Шейка параконидного отдела M_1 Collum paracopidi M_1 (Cp)	Eli6	15, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 24, а, б, г, д, е
		Eli7	20, 22, 23, 24
		Eli8	22, 24, а, г, д
		Eli9	22, 24, а
Внутренний дополнительный входящий угол параконидного отдела M_1 Angulus accessorius introitis introitus paracopidi M_1 (Ain)	Угол близок к прямому, хорошо выражен Угол острый, вершина направлена вперед Угол тупой	Cp1	18, 22, а
		Cp2	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, а, б, в, г, д, е
		Ain1	15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 24, а, в, г, д, е
		Ain2	18, 19, 21, 22, б, г, д, е
Наружний дополнительный входящий угол параконидного отдела M_1 Angulus accessorius introitis externus paracopidi M_1 (Aex)	Угол близкий к прямому, хорошо выражен Угол острый, вершина направлена вперед Угол тупой	Ain3	15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 25, а, в, е
		Aex1	15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 24, а, г, д, е
		Aex2	18, 19, 20, 21, 22, а, г
		Aex3	15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 25, а, в, е
Расположение треугольников основания параконида M_1	Треугольники расположены супротивно	Tbr1	18, 19, 20, 22, 24, 25, в, г, д, е

Таблица 3 (продолжение)

Признак	Описание вариации	Код вариации	Известна для родов	Примечания
Situs trigoni M_1 (Tbr)	Расположены несупротивно	Tbr2	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, а, б, в, г, д, е	
Связь треугольников основания параконида с передней непарной петлей	Оба треугольника слиты с непарной петлей	Ctl1	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, а, б, в, г, д, е	
Connectio trigoni basalis et lemnisci impar paraconidi M_1 (Ctl)	Отделен наружный треугольник	Ctl2	19, 22, 23, г	
	Отделен внутренний треугольник	Ctl3	18, 22	
Положение параконидного отдела M_1 относительно продольной оси зуба	Продольная ось параконида protrahens	Pad1	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, а, б, в, г, д, е	
Situs paraconidi M_1 et axis dentis longitudinalis (Pad)	Продольная ось параконида отогнута к наружной стороне по отношению к продольной оси зуба	Pad2	18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, г, д	
Отношение длины и ширины параконида M_1	Длина параконидного отдела > ширины	Llp1	18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25	
Proportiones longitudinis et latitudinis paraconidi M_1 (Llp)	Длина параконидного отдела \geq ширине	Llp2	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25	
	Длина параконидного отдела < ширины	Llp3	15, 16, 17, 18, 22	
Вершина выступающего угла первого наружного основного треугольника M_1	Вершина острая	Cet1	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, а, б, в, г, д, е	Вершины прочих наружных и внутренних выступающих углов M_1 имеют сходные вариации и могут анализироваться по такой же схеме
Culmen anguli emipensis trigoni primum externi M_1 (Cet)	Закругленная	Cet2	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, а, б, в, е	
	Срезанная	Cet3	18, 19, 20, 22	
	Раздвоенная	Cet4	22, г	

Вершина первого наружного угла M_1 Culmen anguli primum introitis externi M_1 (Cin)	Вершина направлена вперед	Cin1	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, а, в, г, д, е	Вершины прочих наружных и внутренних входящих углов M_1 имеют сходные вариации
Положение вершины первого наружного угла M_1 Situs culmenis anguli primum introitis externi M_1 (Sci)	Вершина достигает эмалевого слоя противоположной стороны зуба, изолируя соответствующие дентинные поля Не достигает эмалевого слоя противоположной стороны зуба	Sci1	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, а, в, г, д, е	Положение вершин прочих входящих углов M_1 относительно противоположного слоя эмали сходно
Передняя сторона первого наружного основного треугольника M_1 Paries anteriks trigoni primum externi M_1 (Pat)	Сторона прямая	Pat1	17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, а, б, в, г, д, е	Передние стороны прочих выступающих углов M_1 имеют сходные вариации
Задняя сторона первого наружного основного треугольника M_1 Paries posterius trigoni anterius externi M_1 (Ppt)	Вогнутая Углом Сторона прямая Выпуклая С прогибом С углом Поверхность выпуклая	Pat2 Pat3 Ppt1 Ppt2 Ppt3 Ppt4 Phc1	18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, б, в, д, е 18, 20, 22, 25 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, а, в, г, д, е 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25 18, 20, 22, 23, 25, б, г, д, е	Задние стороны прочих выступающих углов M_1 имеют сходные вариации
Задняя поверхность гипокониды M_1 Facies posterius hypsoconidi M_1 (Phc)	Вогнутая С выступом С углом Вершина острая	Phc2 Phc3 Phc4 Ces1	б, в, д 18, 19, 20, 22, 23, 25, б, в, г, д, е 22, 24 18, 20, 22 15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, в, д, е	Вершины остальных наружных и внутренних выступающих

Таблица 3 (продолжение)

Признак	Описание вариации	Код вариации	Известна для родов	Примечания
нижнего коренного зуба (M_2) <i>Culmen anguli primus eminentis externi</i> M_2 (Ces)	Закругленная Срезанная Раздвоенная Вершина направлена вперед	Ces2 Ces3 Ces4 Cis1	15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25 16,17,22 22 15,16,17,18,19,20,21,22	щих углов M_2 имеют сходные вариации
Вершина переднего наружного входящего угла M_2 <i>Culmen anguli primus introitis externi</i> M_2 (Cis)	Направлена перпендикулярно продольной оси зуба	Cis2	18,19,22,23,24,25, а	Вершины остальных наружных и внутренних входящих углов M_2 имеют сходные вариации
Положение вершины первого наружного входящего угла M_2 <i>Situs culmenis anguli primus externi</i> M_2 (Sic)	Вершина достигает эмалевого слоя противоположной стороны зуба, изолируя соответствующие дентиновые поля Вершина не достигает эмалевого слоя противоположной стороны зуба	Sic1 Sic2	15,16,17,18,19,20,21,22,23,24 17,18,22,23,24,25, а	Положение вершин прочих входящих углов M_2 относительно противоположного слоя эмали сходно
Передняя сторона первого наружного основного треугольника M_2 <i>Paries anterior trigoni primus externi</i> M_2 (Pats)	Сторона прямая Вогнутая	Pats1 Pats2	15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25, а 18,19,20,21,22,23,24,25, а	Передние стороны прочих выступающих углов M_2 имеют сходные вариации
Задняя сторона первого наружного основного треугольника M_2 <i>Paries posterior trigoni primus externi</i> M_2 (Ppts)	Углом Сторона прямая Выпуклая С прогибом С углом	Pats3 Ppts1 Ppts2 Ppts3 Ppts4 Lis1	18,20,22 15,16,17,18,19,20,21,22,24,25, а 17,18,19,20,21,22,23,24,25, а 18,22 18,19,20,22 15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25, а 17,18,19,22,25, а 18,19,20,22,24,25	Задние стороны прочих выступающих углов M_2 имеют сходные вариации
Задняя непарная петля <i>Lemniscus posterior impar</i> (Lis)	Петля равномерно округлая, выпуклая Плоская Вогнутая	Lis2 Lis3		

Вершина первого наружного выступающего угла третьего нижнего коренного зуба (M_3) Culmen anguli primus emipentis externi molaris tertius inferiori M_3 (Cemt)	Вершина острая Закругленная Срезанная Раздвоенная Отсутствует Направлена вперед	Cemt1 Cemt2 Cemt3 Cemt4 Cemt5 Capi1 Capi2	15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25 16, 17, 18, 19, 22, а 22, а 18, 20, 22 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23	Вершины остальных наружных и внутренних выступающих углов имеют сходные вариации
Вершина первого наружного входящего угла M_3 Culmen anguli, primus externi introitis M_3 (Capi) Положение вершины первого наружного входящего угла M_3 Situs culmenis anguli primus externi introitis M_3 (Scap)	Направлена перпендикулярно продольной оси зуба Вершина достигает противоположной стороны зуба, изолируя соответствующие дентинные поля	Scap1	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, а	Положение вершин прочих входящих углов M_3 относительно противоположного слоя эмали сходно
Передняя сторона первого наружного основного треугольника M_3 Paries anterior trigoni primus externi M_3 (Patt)	Вершина не достигает противоположного слоя эмали Прямая Вогнутая	Scap2 Patt1 Patt2	18, 22, 23, 25, а 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24 18, 22, 24, 25, а	Передние стороны прочих выступающих углов M_3 имеют сходные вариации
Задняя сторона первого наружного основного треугольника M_3 Paries posterior trigoni primus externi M_3 (Ptt)	Прямая Вогнутая	Ptt1 Ptt2	18, 19, 20, 21, 22 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, а	Задние стороны прочих выступающих углов M_3 имеют сходные вариации
Задняя непарная Lipt петля M_3 Lemniscus posterior imrag M_3 (Lipt)	Равномерно округлая, выпуклая Вогнутая С выемкой С выступом	Lipt1 Lipt2 Lipt3 Lipt4	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, а 18, 19, 22, 23 20, 22 21, 22	
Передняя сторона непарной петли первого верхнего коренного зуба (M^1) Paries anterior lemnisci imrag molaris primus superior (Alis)	Сторона равномерно округлая, выпуклая Плоская Вогнутая С желобком или выемкой	Alis1 Alis2 Alis3 Alis4	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, а, д 21, 22, 24, 25, а 17, 19, 20, 22, 23, 24, 25 18, 22	

Таблица 3 (продолжение)

Признак	Описание вариации	Код вариации	Известна для родов	Примечания
Вершина первого наружного выступающего угла M^1 Culmen anguli anterius eminen- tis externi M^1 (Caer)	Вершина острая Закругленная	Caer1 Caer2	15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, а, д	Вершины прочих и внутрен- них выступающих углов M^1 имеют сходные вариации
Вершина первого наружного входящего угла M^1 Culmen anguli anterius introi- tis externi M^1 (Caip)	Срезанная Вершина направлена назад	Caer3 Caip1	18, 20, 22, 23 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, а, д	Вершины прочих наружных и внутренних входящих уг- лов M^1 имеют сходные ва- риации
Положение вершины первого наружного входящего угла M^1 Sitius culmenis anguli primus in- troitis externi M^1 (Sai)	Направлена перпендикулярно продольной оси зуба Вершина достигает эмалевого слоя противоположной стороны зуба, изолируя соответствующие дентиновые поля	Caip2 Sai1	16, 17, 22, 23, 24, 25, д 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, д	Положение вершин прочих наружных и внутренних входящих углов относительно но слоя эмали противополож- ной стороны зуба аналогично
Передняя сторона первого на- ружного основного треуголь- ника M^1 Paries anterius trigoni primus externi M^1 (Pta)	Не достигает слоя эмали про- тивоположной стороны зуба Сторона выпуклая Плоская	Sai2 Pta1 Pta2	15, 19, 22, 23, 24, 25, а 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, а, д 15, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, а	Передние стороны прочих выступающих углов M^1 име- ют сходные вариации
Задняя сторона первого наруж- ного основного треугольника M^1 Paries posterius trigoni primus externi M^1 (Ptr)	Вогнутая С желобком или выемкой Сторона выпуклая Плоская	Pta3 Pta4 Ptr1 Ptr2	16, 17, 22, 23, 24, 25, 22, 24 18, 22, 25 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, д	Задние стороны прочих вы- ступающих углов M^1 имеют сходные вариации
Передняя сторона передней не- парной петли второго верхнего коренного зуба (M^2)	Вогнутая С дополнительным выступом Сторона выпуклая Плоская	Ptr3 Ptr4 Pali1 Pali2	15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, а, д 15, 17, 22, 23, 24 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, а 17, 19, 20, 22, 24, 25	

Таблица 3 (окончание)

Признак	Описание вариации	Код вариации	Известна для родов	Примечания
Вершина первого наружного входящего угла М ³ Culmen anguli primus introitis externi М ³ (Cait)	Вершина направлена назад	Cait1	15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, а, б, д	Вершины прочих наружных и внутренних входящих углов М ³ имеют сходные вариации
Положение вершины первого наружного входящего угла М ³ Situs culmenis anguli primus introitis externi М ³ (Scai)	Направлена перпендикулярно продольной оси зуба Вершина достигает слоя эмали противоположной стороны зуба, изолируя соответствующие поля дентина Не достигает слоя эмали противоположной стороны зуба	Cait2 Scai1	15, 16, 17, 18, 19, 22, 23, а 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, б, д	Положение вершин прочих входящих углов М ³ сходно
Передняя сторона первого наружного основного треугольника М ³ Raries anterius trigoni primus externi М ³ (Pae)	Сторона выпуклая Плоская Вогнутая или с углом и прогибом С желобком или выемкой С выступом	Pae1 Pae2 Pae3 Pae4 Pae5	16, 17, 18, 19, 21, 22, 23 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, а, б, д 18, 19, 20, 21, 22 18, 19, 22, 23 15, 18, 22 20, 21, 22, а	Передние стороны прочих наружных и внутренних выступающих углов М ³ имеют сходные вариации
Задняя сторона первого наружного основного треугольника М ³ Raries posterius trigoni primus externi М ³ (Pet)	Сторона выпуклая Плоская Вогнутая	Pet1 Pet2 Pet3	19, 22 15, 18, 19, 20, 21, 22, 23, д 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 23, а, б, д	Задние стороны прочих выступающих наружных и внутренних углов М ³ имеют сходные вариации

Наружная поверхность тало- нуса М ³ Facies externus talonici М ³ (Fet)	Поверхность прямая Со слабо выраженным изгибом С тупым выступом С двумя выступающими уг- лами С тремя выступающими углами Поверхность прямая Со слабо выраженным изгибом	Fet1 Fet2 Fet3 Fet4 Fet5 Fit1 Fit2	18, 19, 20, 21 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, а, д 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23 15, 18, 19, 21, 22, 23
Внутренняя поверхность тало- нуса М ³ Facies internus talonici М ³ (Fit)	С тупым выступом С острым углом, вершина ко- торого вытянута вперед С острым углом и дополнитель- ным выступом на его наружной стороне Поверхность равномерно округ- лая, выпуклая Имеет в центре угол, близкий к прямому Имеет угол, смещенный к внут- ренней стороне С двумя углами Мелкоскладчатая или рассечен- ная	Fit3 Fit4 Fit5 Fpt1 Fpt2 Fpt3 Fpt4 Fpt5	15, 18, 19, 20, 21, 22, 23, б, д 15, 16, 17, 18, 19, 21, 22 16, 19, 22 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, а, б, д 15, 17, 18, 21, 22, д 22 18, 22 22

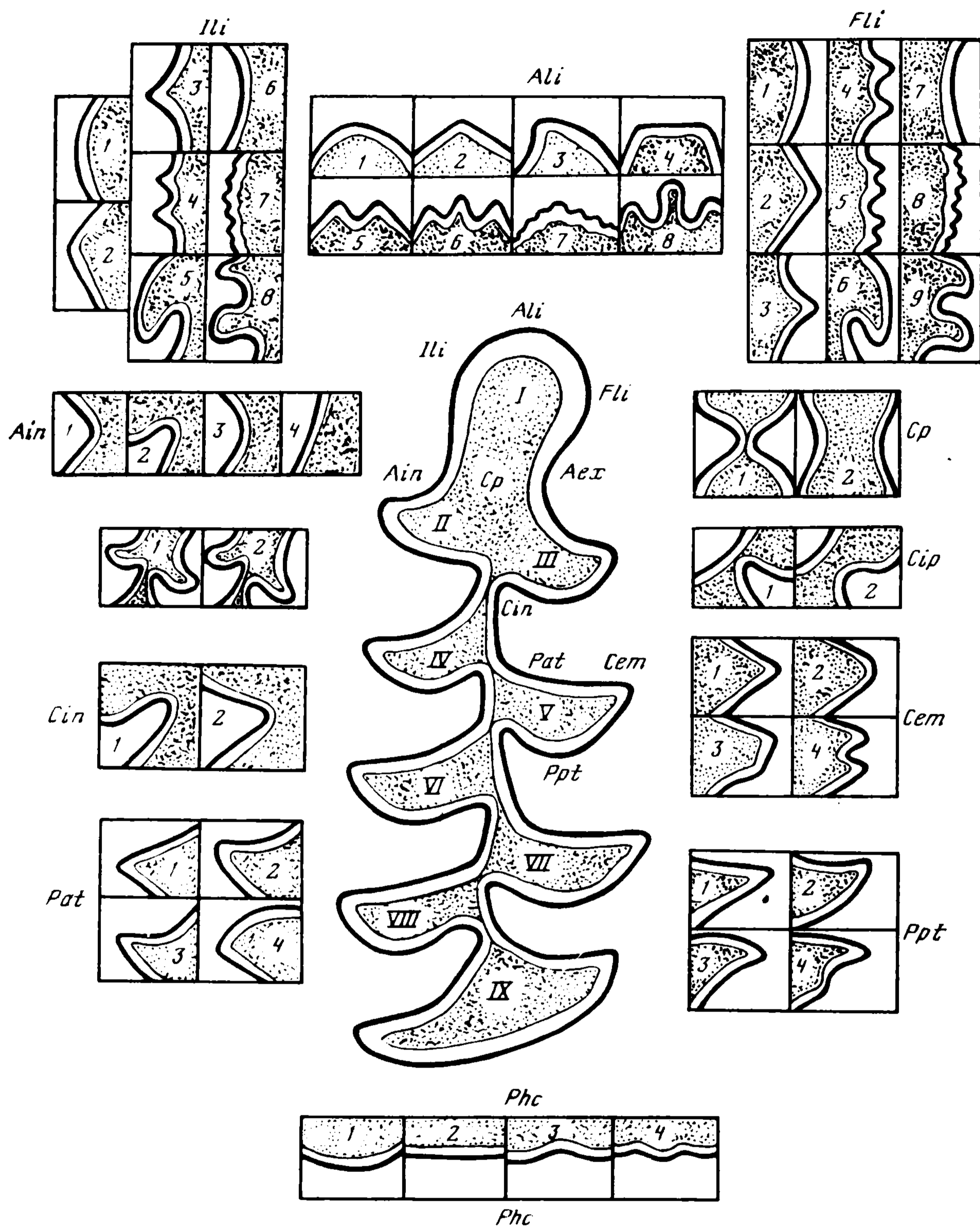


Рис. 11. Жевательная поверхность M_1 и вариации ее элементов

I—II—III — параконидный отдел (I — непарная петля, II — внутренний, III — наружный треугольник в основании параконида неусложненного зуба или в основании непарной петли вторично-усложненного зуба); IV—V — треугольники в основании параконида вторично-усложненного зуба; VI—VIII — основные треугольники (метаконид, протоконид, энтоконид); IX — гипоконид, или задняя непарная петля. Латинские буквы здесь и далее — код варьирующих признаков (элементов жевательной поверхности), арабские цифры — вариации признаков (см. табл. 3)

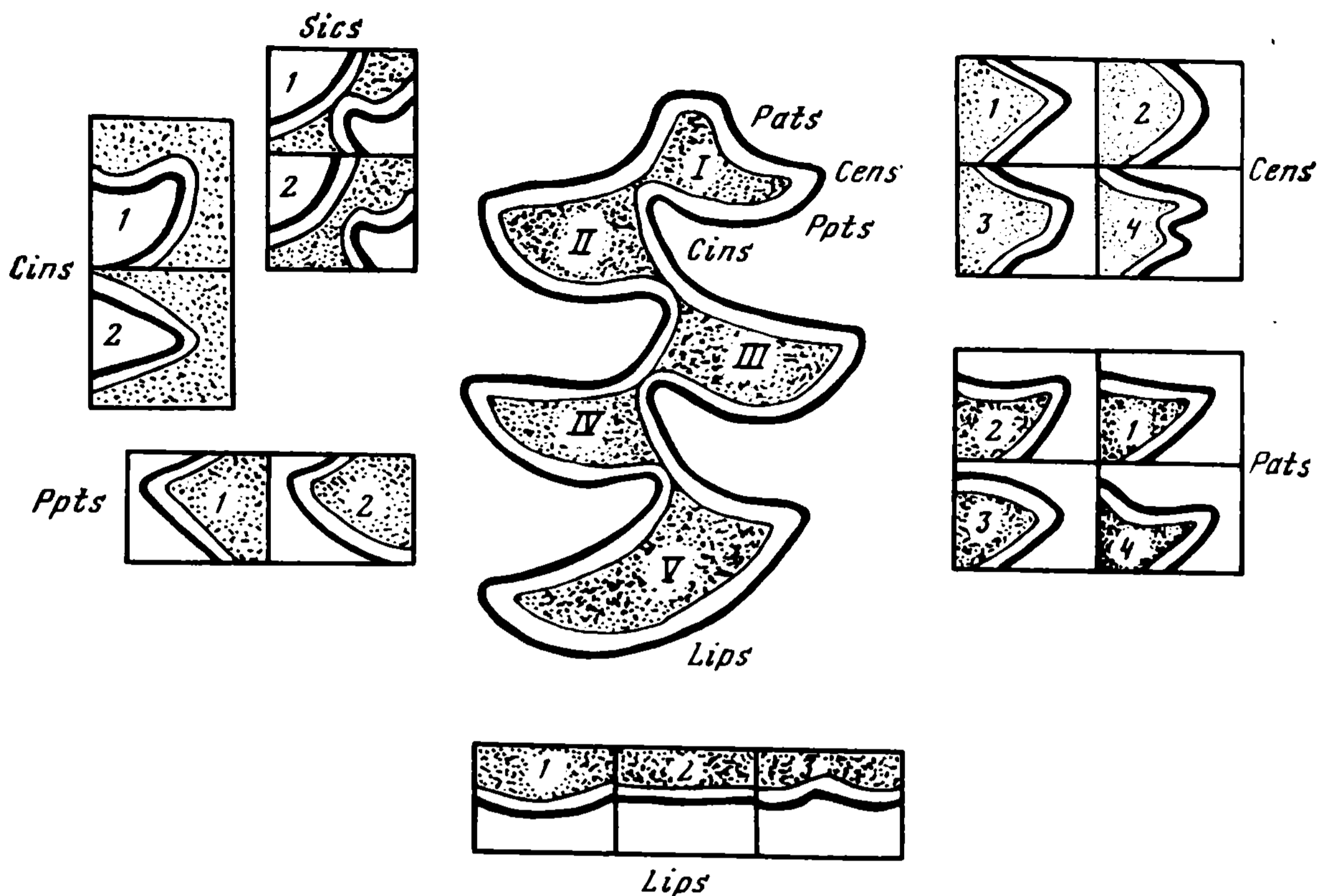


Рис. 12. Жевательная поверхность M_2 и вариации ее элементов

I — параконид; *II* — метаконид; *III* — протоконид; *IV* — энтоконид; *V* — гипоконид, или задняя непарная петля

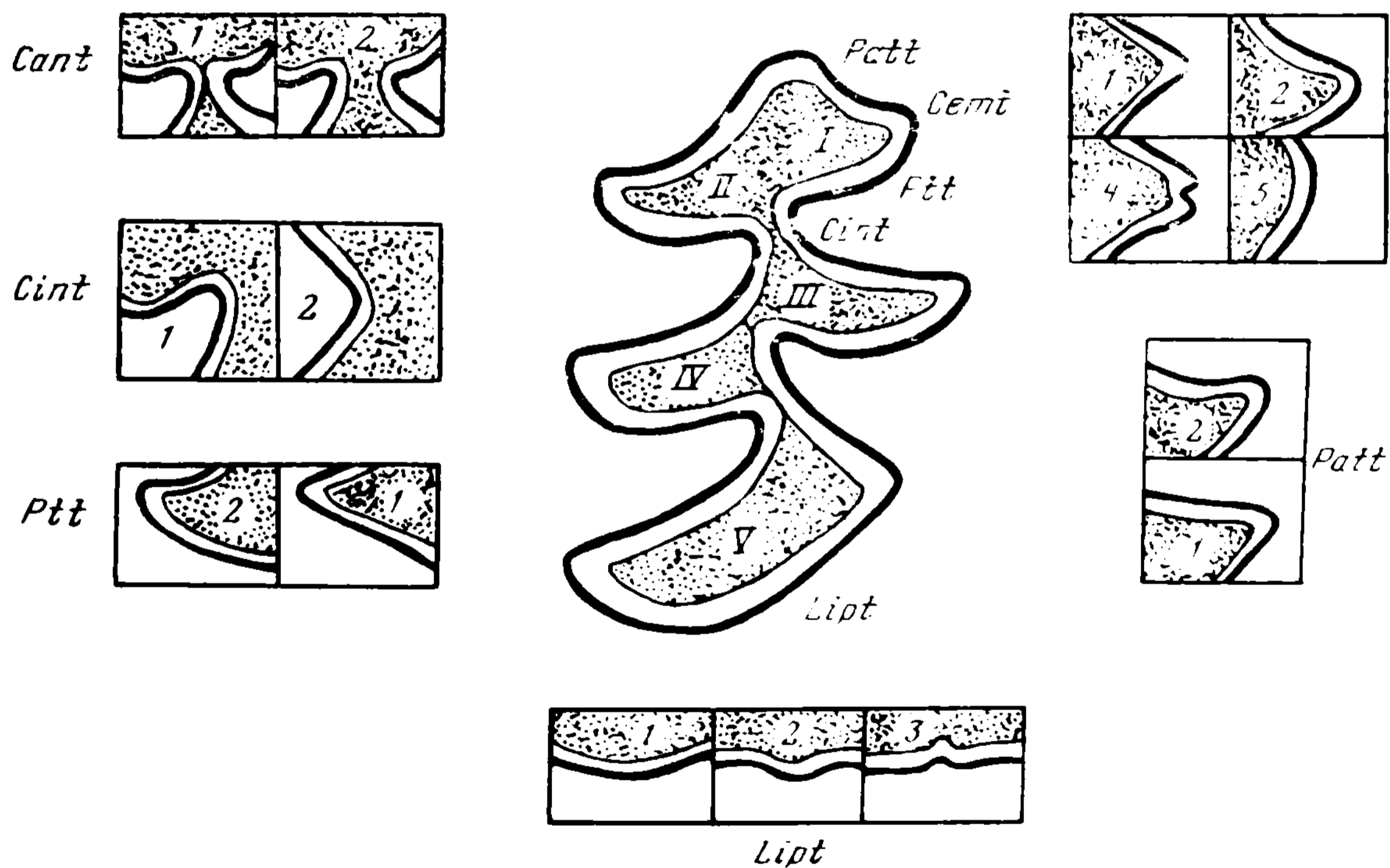


Рис. 13. Жевательная поверхность M_3 и вариации ее элементов

I—*IV* — основные треугольники (параконид, метаконид, протоконид, энтоконид); *V* — гипоконид, или задняя непарная петля

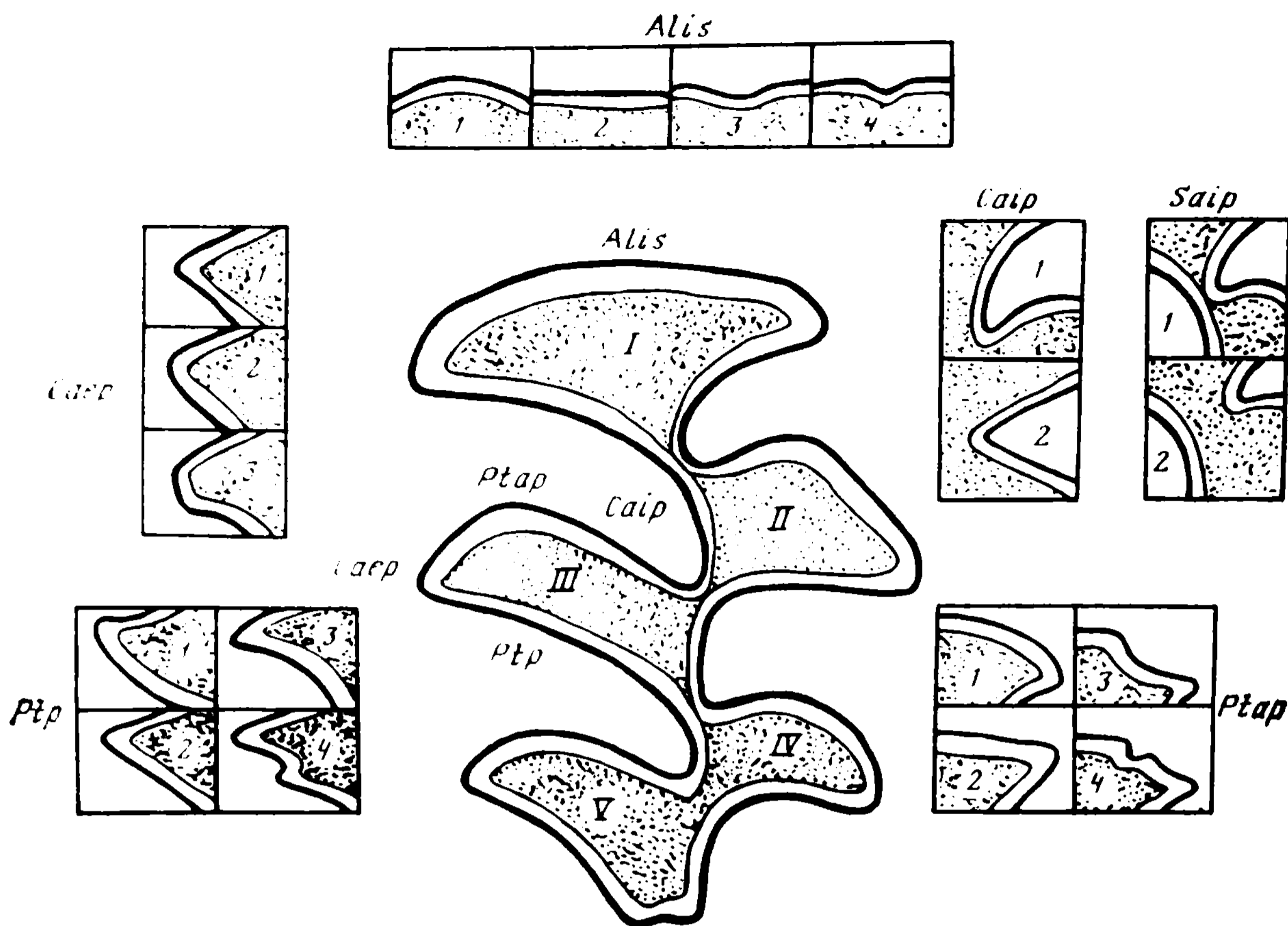


Рис. 14. Жевательная поверхность M^1 и вариации ее элементов

I — передняя непарная петля (передний воротничок); *II* — *V* — основные треугольники (протокон, гипокон, паракон, метакон)

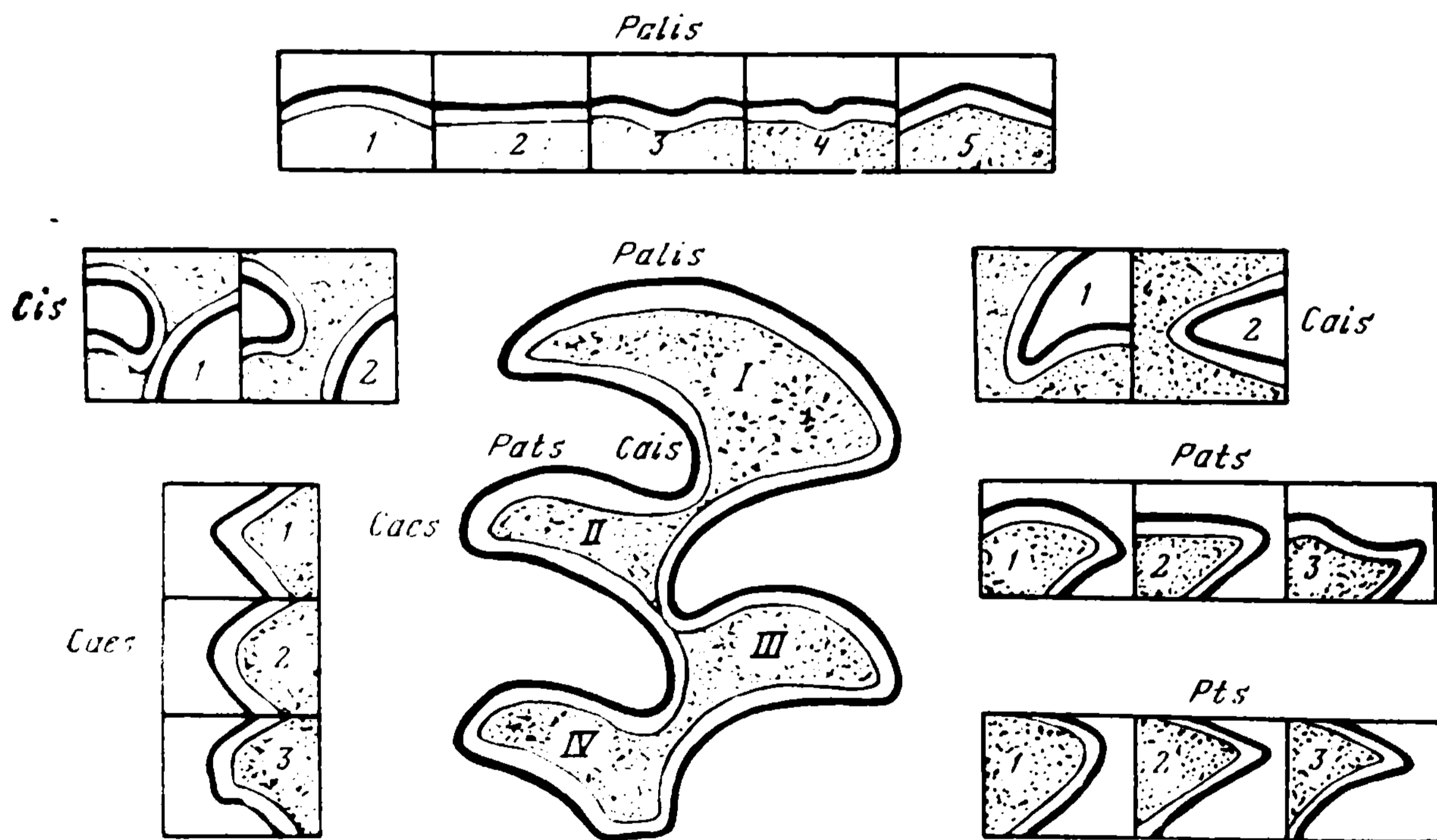


Рис. 15. Жевательная поверхность M^2 и вариации ее элементов

I — передняя непарная петля (протокон); *II* — *IV* — основные треугольники (гипокон, паракон, метакон)

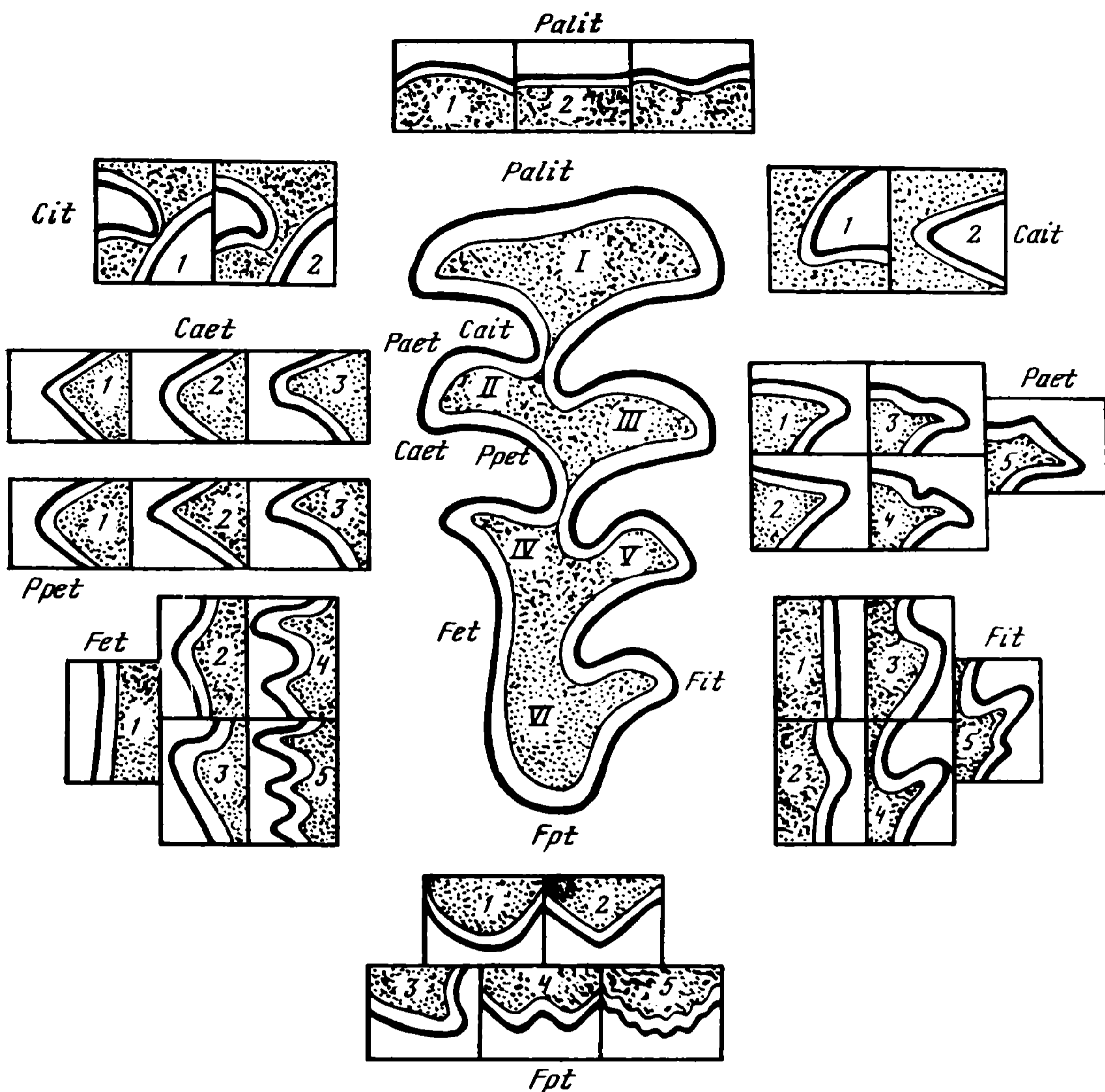


Рис. 16. Жевательная поверхность M^3 и вариации ее элементов

I — передняя непарная петля (передний воротничок); II — V — основные треугольники (протокон, гипокон, паракон, метакон); VI — талонус, или задняя непарная петля

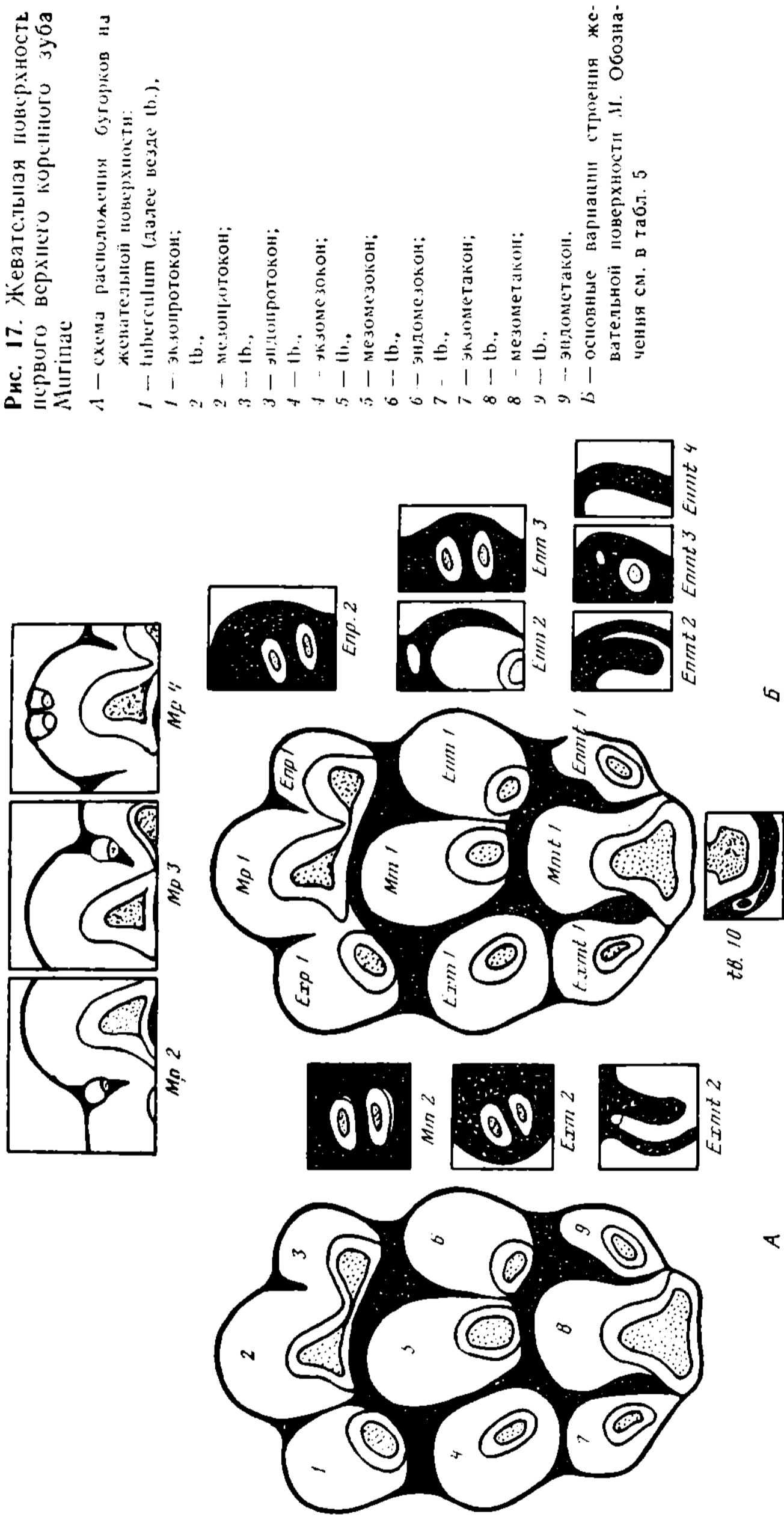


Рис. 18. Жевательная поверхность второго верхнего коренного зуба *Mugilae*
А — схема расположения бугорков на жевательной поверхности. Обозначения те же, что и на рис. 17.
Б — основные вариации строения жевательной поверхности. Обозначения см. в табл. 4

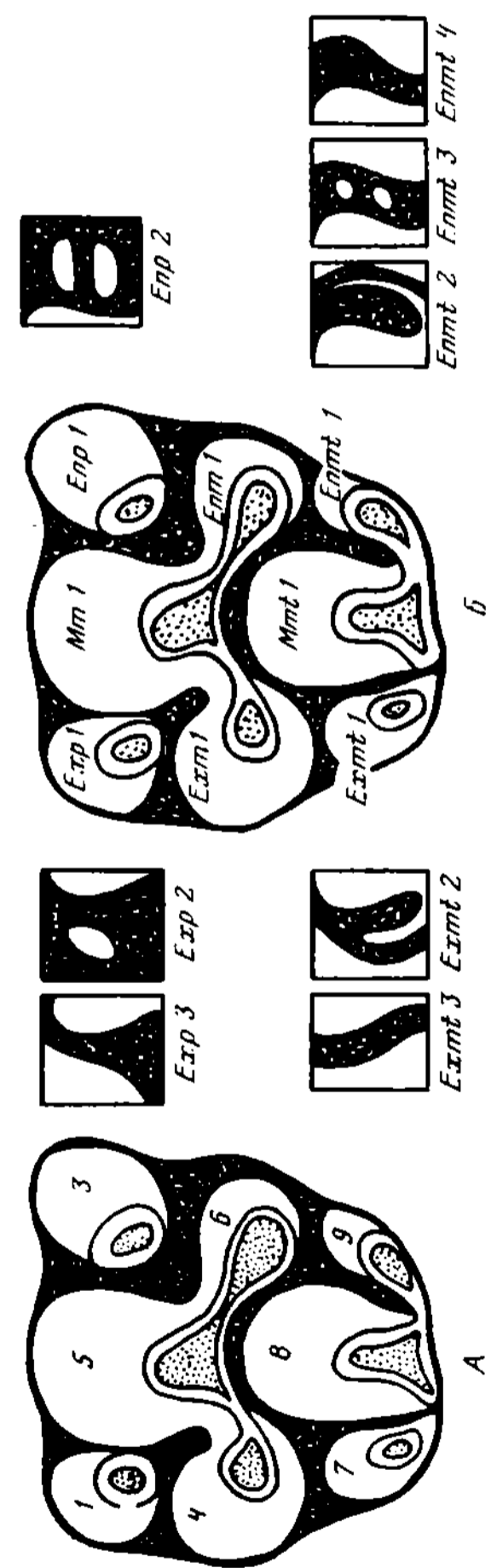


Рис. 19. Жевательная поверхность третьего верхнего коренного зуба *Mugilae*
А — схема, обозначения те же, что и на рис. 17;
Б — основные вариации строения жевательной поверхности. Обозначения см. в табл. 4

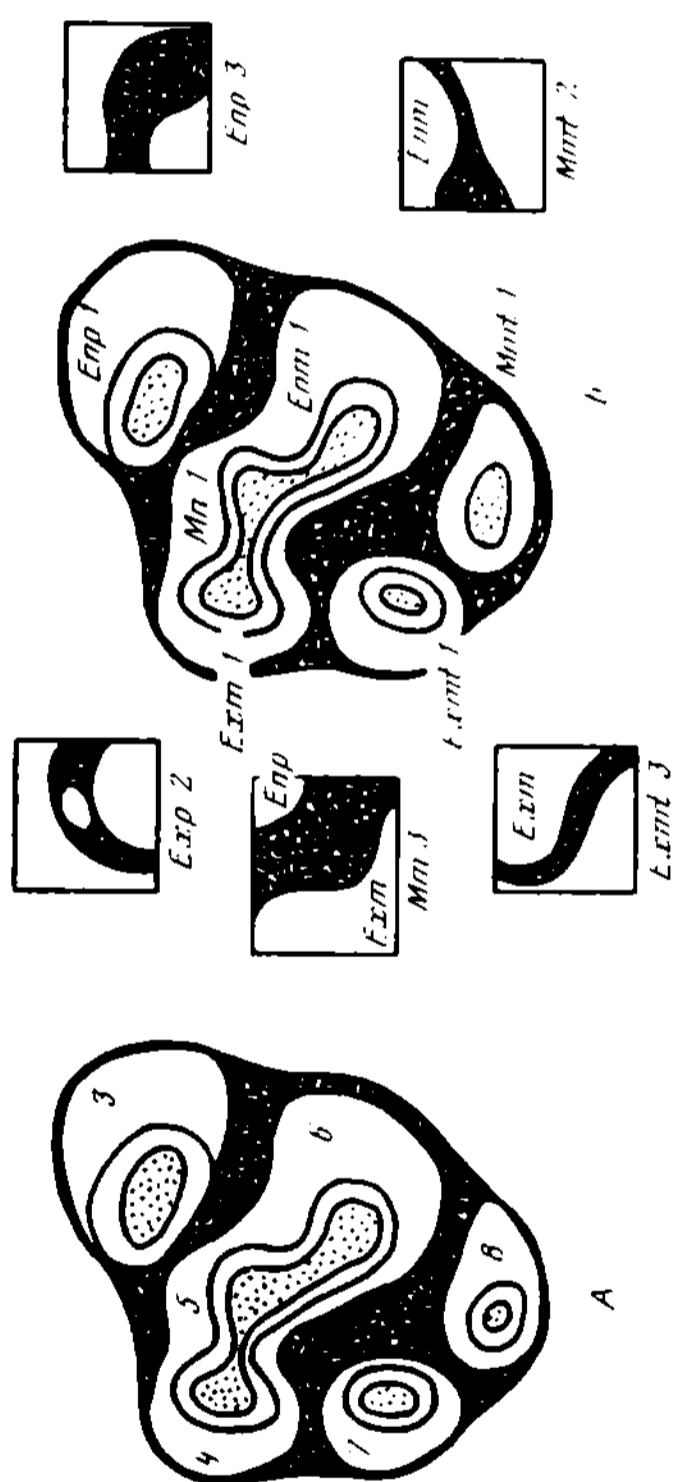




Рис. 20. Жевательная поверхность первого нижнего коренного зуба Murinae

Нумерация бугорков см. рис. 17; обозначения вариаций см. в табл. 4

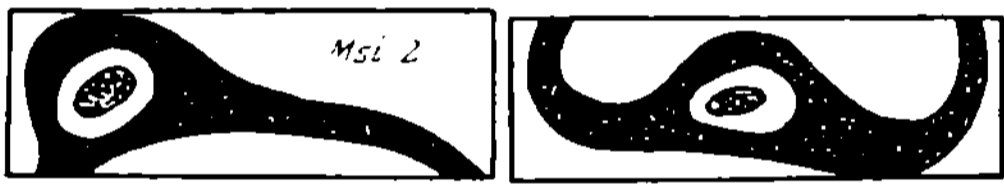
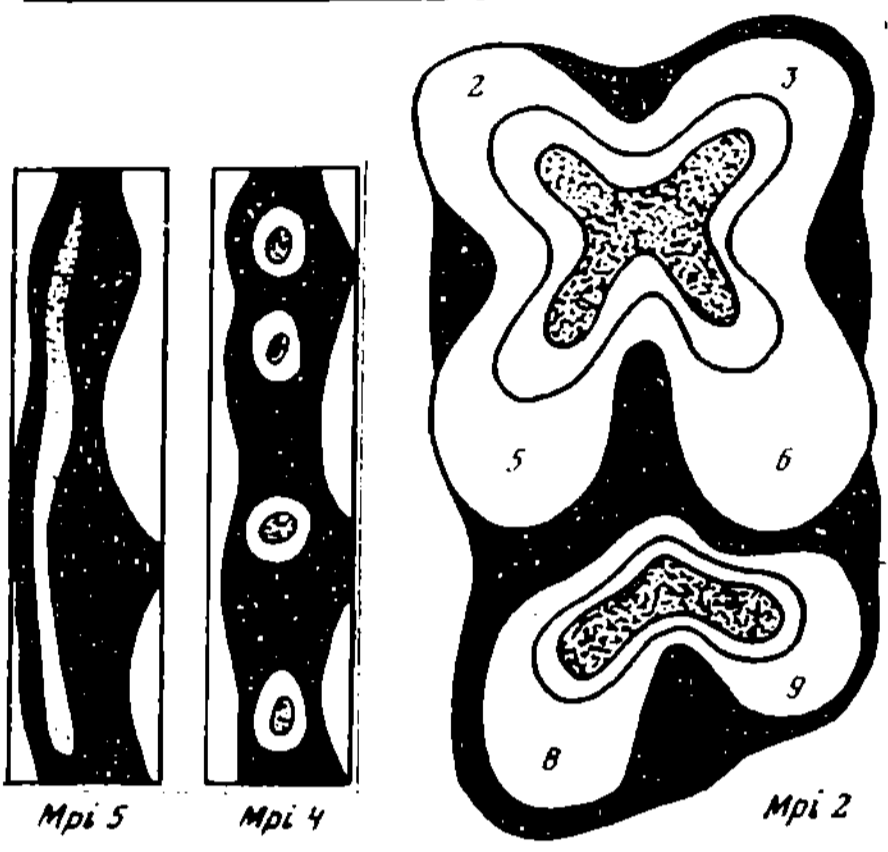


Рис. 21. Жевательная поверхность второго нижнего коренного зуба Murinae

Нумерация бугорков см. рис. 17; обозначения вариаций см. в табл. 4

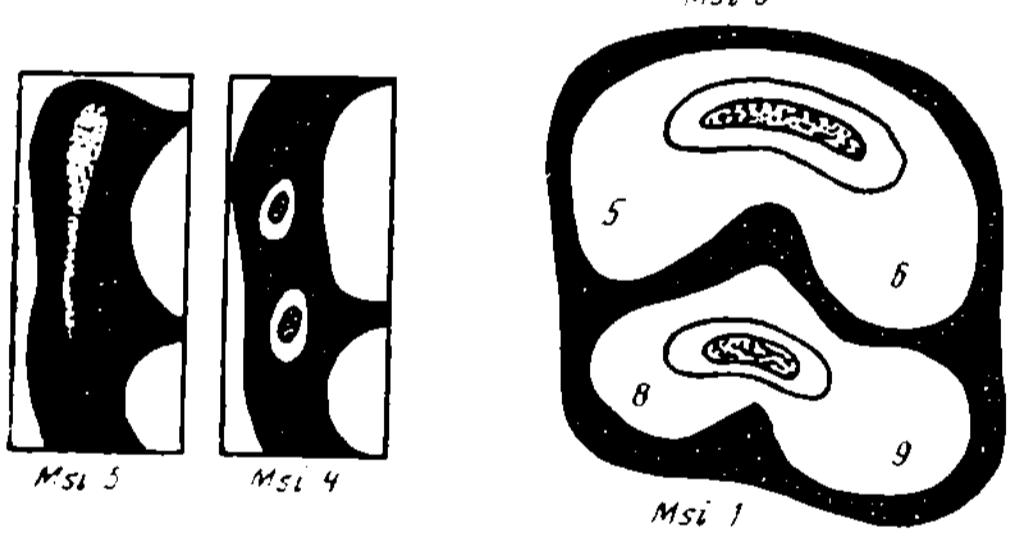


Рис. 22. Жевательная поверхность третьего нижнего коренного зуба Murinae

Бугорки не идентифицированы, условно показаны буквенными символами, обозначения вариаций см. в табл. 4

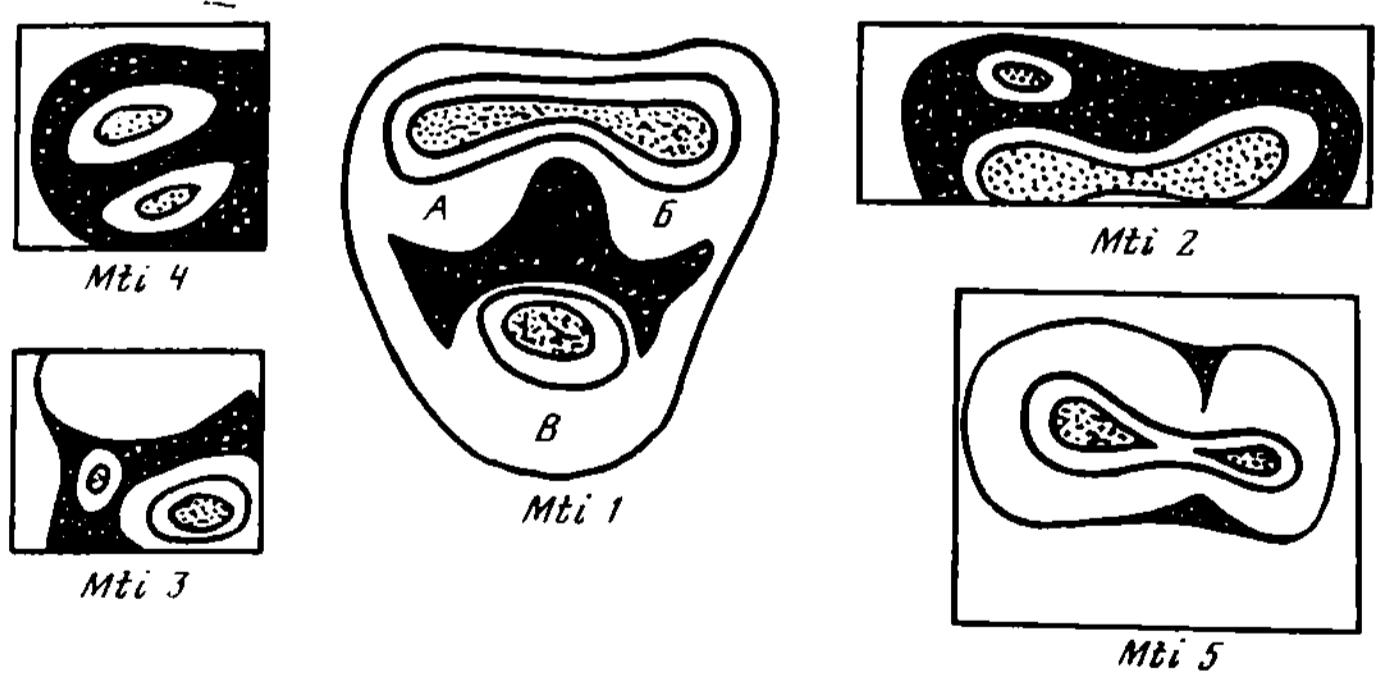


Таблица 4
Строение жевательной поверхности коренных зубов

Признак	Описание вариации	Код вариации	Известна для родов	Примечание
Строение жевательной поверхности первого верхнего коренного зуба	С нормально развитыми одиночными tb 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9	Mps1	30, 31	Рассматривается только на зубах молодых животных с начальными стадиями стирания tuberculi
Structura facii masticatus molaris primus superiogi (Mps)	С отклонениями в развитии tb 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9	Mps2	30, 31, 32, 33	Нумерация tb единая для M ¹ , M ² , M ³ ; отсутствию tb на жевательной поверхности
	С дополнительными tb 10	Mps3	31	зуба соответствует пропуск его порядкового номера
Строение жевательной поверхности второго верхнего коренного зуба Structura facii masticatus molaris secundus superiogi (Mss)	С нормально развитыми одиночными tb 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9	Mss1	30, 31	
	С отклонениями в развитии tb 1, 3, 7, 9	Mss2	31, 32, 33	
	С нормально развитыми одиночными tb 3, 4, 5, 6, 7, 8	Mts1	30, 31, 32, 33	
	С отклонениями в развитии tb 3, 4, 5, 6, 7, 8	Mts2	31	
	5, 6, 7, 8			
Structura facii masticatus molaris tertius superiogi (Mts) Строение tb 1 (экзопротокон) Structura_exoprotoconi (Exp)	Одиночный, развит нормально	Exp1	30, 31, 32, 33	На M ¹ и M ²
	Рудиментарный	Exp2	31, 32, 33	На M ² и M ³
	Отсутствует	Exp3	31, 33	На M ² и M ³
	Одиночный, развит нормально	Mr1	30, 31, 32, 33	Mr без дополнительных элементов
Строение tb 2 (мезопротокон)				Между tb 1 и tb 2
Structura mesoprotoconi (Mr)	С одним-двумя дистально расположенными мелкими бугорками	Mr2	31	Между tb 1 и tb 2
	С одним-двумя проксимально расположенными мелкими бугорками	Mr3	31	Между tb 2 и tb 3
	С одним-двумя бугорками	Mr4	31	
	С одним-двумя орально расположенными мелкими бугорками			
	Отсутствует	Mr5	30, 31, 32, 33	На M ² и M ³

Таблица 4 (продолжение)

Признак	Описание вариации	Код вариации	Известна для родов	Примечание
Строение tb 3 (эндопротокон) Structura endoprotosoni (Er)	Одиночный Раздвоен Отсутствует	Er1 Er2 Er3	30, 31, 32, 33 31 31	На M ¹ , M ² и M ³ На M ¹ и M ² Только на M ³
Строение tb 4 (экзомезокон) Structura exomesosoni (Exm)	Одиночный, развит нормально Раздвоен	Exm1 Exm2	30, 31, 32, 33 31	На M ¹ и M ² Только на M ¹
Строение tb 5 (мезомезокон) Structura mesomesosoni (Mm)	Одиночный, развит нормально Раздвоен Отсутствует	Mm1 Mm2 Mm3	30, 31, 32, 33 31 30, 31	На M ¹ и M ² Только на M ¹ Только на M ³
Строение tb 6 (эндомезокон) Structura endomesosoni (Enm)	Одиночный, развит нормально С орально расположенным мелким до- полнительным бугорком	Enm1 Enm2	30, 31, 32, 33 31	На M ¹ , M ² , M ³ На M ¹ между tb 3 и tb 6
Строение tb 7 (экзометакон) Structura exometasoni (Emt)	Раздвоен Одиночный, развит нормально Редуцирован, лемнисковидный Отсутствует	Emm3 Emt1 Emt2 Emt3	31 30, 31, 32, 33 30, 31, 33 30, 31, 32, 33	Только на M ¹ Только на M ¹ На M ¹ и M ² На M ² и M ³
Строение tb 8 (мезометакон) Structura mesometasoni (Mmt)	Одиночный, развит нормально Отсутствует или неразличим	Mmt1 Mmt2	30, 31, 32, 33 31, 33	На M ¹ , M ² , M ³ Только на M ³
Строение tb 9 (эндометакон) Structura endometasoni (Enmt)	Одиночный, развит нормально Редуцирован, лемнисковидный С дополнительным орально располо- женным бугорком	Enmt1 Enmt2 Enmt3	30, 31 31 31	На M ¹ и M ² На M ¹ и M ² На M ¹
Строение жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба Structura facii masticatus molaris primus inferiori (Mpi)	Отсутствует Поверхность с нормально развитыми одиночными tb 2, 3, 5, 6, 8, 9 С дополнительным tb, расположенным оральнее tb 2 и 3 С дополнительным tb, расположенным аборальнее tb 8 и 9 С 1—4 мелкими бугорками на наруж- ном крае С карнизом на наружном крае	Enmt4 Mpi1 Mpi2 Mpi3 Mpi4 Mpi5	30, 31, 32, 33 30, 31, 32, 33 29, 30, 31, 38 30, 31, 32, 33 31, 32, 33 30, 38	На M ¹ , M ² , M ³ Идентификация tb по Арги- ропуло, 1940; нумерация соответствует таковой для верхних зубов Между tb 8 и 9 На месте редуцированных il 1, 3, 7

Таблица 4 (окончание)

Признак	Описание вариации	Код вариации	Известна для родов	Примечание
Строение жевательной поверхности второго нижнего коренного зуба <i>Structura faciei masticatus molaris secundus inferiori (Msi)</i>	Поверхность с нормально развитыми одиночными tb 5, 6, 8, 9	Msi1	30, 31, 32, 33	Идентификация tb предположительная
	С небольшим одиночным или двойным бугорком, расположенным впереди tb 5	Msi2	31, 32, 33	Возможно, рудимент tb 1
	С дополнительным tb, расположенным аборальнее tb 8 и 9	Msi3	30, 31, 32, 33	Между tb 8 и 9
	С одним-двумя мелкими бугорками на наружном крае	Msi4	31	Между tb 5 и 8
	С карнизом на наружном крае	Msi5	29, 30	На месте редуцированных tb 4 и 7
Строение жевательной поверхности третьего нижнего коренного зуба <i>Structura faciei masticatus molaris tertius inferiori (Mti)</i>	Поверхность с тремя нормально развитыми одиночными tb A, Б, В	Mti1	30, 31, 33	Идентификация tb не проводится
	С дополнительным мелким бугорком впереди tb A	Mti2	31, 32	
	С дополнительным мелким бугорком между tb A и В	Mti3	31	
	С раздвоенным tb A	Mti4	31	
	С двумя одиночными tb	Mti5	33	Предположительно A и Б

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А. К. Раннеплейстоценовые грызуны Приазовья//Вест. МГУ. 1970. № 3. С. 74—78.
- Агаджанян А. К., Маркова А. К. Желтые пеструшки (Rodentia, Mammalia) плейстоцена Русской равнины//Бюл. Комис. по изуч. четв. периода. 1984. № 53. С. 75—85.
- Агаджанян А. К., Мелис-Адамян Г. У. Мелкие млекопитающие раннего плейстоцена Ширанской котловины Армении//Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода. 1985. № 4. С. 91—100.
- Александрова Л. П. Грызуны антропогена европейской части СССР. М.: Наука, 1976. 98 с.
- Аргиропуло А. И. Фауна СССР. Млекопитающие: Мыши (сем. Muridae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 3, вып. 5. С. 170.
- Громов И. М. Антропогеновая история современной фауны грызунов СССР //Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1566—1584.
- Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). М.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР; Т. 3, вып. 8).
- Зажигин В. С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 156 с.
- Малеева А. Г. Об особенностях изменения во времени некоторых признаков *Microtus (Stenocranius) gregalis* Pall. и *Microtus oeconomus* Pall.//Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1977. Вып. 4. С. 25—38.
- Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М.: Наука, 1982. 184 с.
- Огнев С. И. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 615 с. (Звери СССР и прилежащих стран; Т. 4).
- Огнев С. И. Грызуны (продолжение). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 809 с. (Звери СССР и прилежащих стран; Т. 5).
- Огнев С. И. Грызуны (продолжение). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 559 с. (Звери СССР и прилежащих стран; Т. 6).
- Огнев С. И. Грызуны (продолжение). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с. (Звери СССР и прилежащих стран; Т. 7).
- Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны Северо-Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.
- Соколов В. Е. Систематика млекопитающих: (Отряды зайцеобразных, грызунов). М.: Высш. шк., 1977. 494 с.
- Сухов В. П. Позднеплиоценовые мелкие млекопитающие аккумуляевского местонахождения в Башкирии. М.: Наука, 1970. 93 с.
- Топачевский В. А. Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. Киев: Наук. думка, 1973. 235 с.
- Топачевский В. А., Скорик А. Д. Грызуны раннетаманской фауны тилигульского разреза. Киев: Наук. думка, 1977. 250 с.
- Berry R. I., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton//Proc. Zool. Soc. London. 1962. Vol. 140, Part 4. P. 557—615.

ФЕНЫ КАРПОВЫХ РЫБ И ОБЫКНОВЕННОГО ОКУНЯ

В. Н. ЯКОВЛЕВ, А. В. КОЖАРА, Ю. Г. ИЗЮМОВ,
А. Н. КАСЬЯНОВ, Н. М. ЗЕЛЕНЕЦКИЙ

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок

Система описания, принятая в мониторинговых исследованиях популяций карповых рыб, ориентирована на использование больших остеологических коллекций, пригодных для длительного хранения. В качестве фенов рассматривались прежде всего варианты изменчивости гомодинамных структур — позвоночника, сенсорной системы головы, глоточных зубов, лучей в плавниках, т. е. варианты счетных признаков. Варианты перечисленных выше меристических признаков соответствуют сложившимся представлениям о фенах: они, безусловно, дискретны, обнаруживают в экспериментах по скрещиванию наследуемость, пригодны для использования в качестве популяционных маркеров. Однако следует иметь в виду, что эти феноварианты, как и все остальные фены, сохраняют свою неделимость только в определенных пределах. Например, фен «44 позвонка» (частота которого во всех популяциях леща стабильна и близка к 0,7) может быть представлен путем позиционного описания числа позвонков как «семейство фенов 44 позвонков»: (14+4+19+7), (14+3+20+7), (15+3+19+7), (13+4+21+7); их частоты хорошо дифференцируют географические расы. Фен «3 позвонка в переходном отделе» может быть представлен как фенокомплекс ЛАА (буквами обозначены позиции и форма отдельных позвонков), который коррелирует с продолжительностью жизни и темпами роста у плотвы.

В случае квазиальтернативного варьирования признака, когда крайние формы выраженности встречаются чаще, чем промежуточные, квантование осуществляется самим исследователем (например, изменчивость парасфеноида у леща (Кожара, 1986)). Многие вариации окраски, жилкования, ветвления нервов и сосудов, несомненно, относятся к признакам с квазидискретным варьированием (что не мешает их эффективному использованию в популяционных исследованиях).

Обязательным требованием фенетического исследования является возможность воспроизведения результатов другим исследователем, что может быть обеспечено при наличии эталонной серии авторских образцов, описаний и рисунков.

Как видно, с позиции операционального определения фенов задача их каталогизации не вполне корректна — любой признак неотделим от соответствующего контекста. Вне такого контекста каталог фенов превращается в каталог изменчивости морфологических структур в конкретном таксоне. Однако польза любой

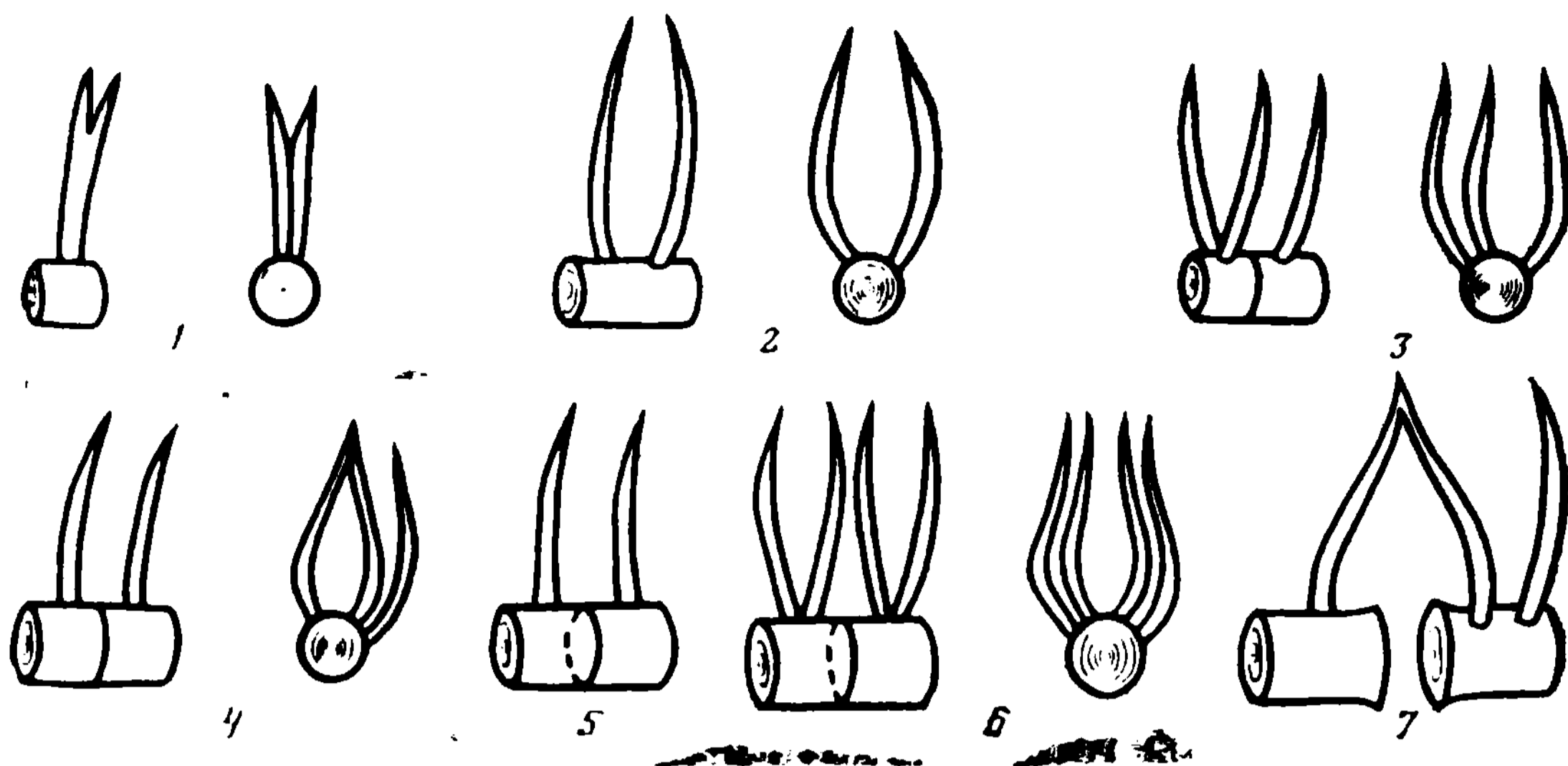


Рис. 1. Фены туловищного отдела позвоночника (описание костей рис. 1—13 см. Каталог)

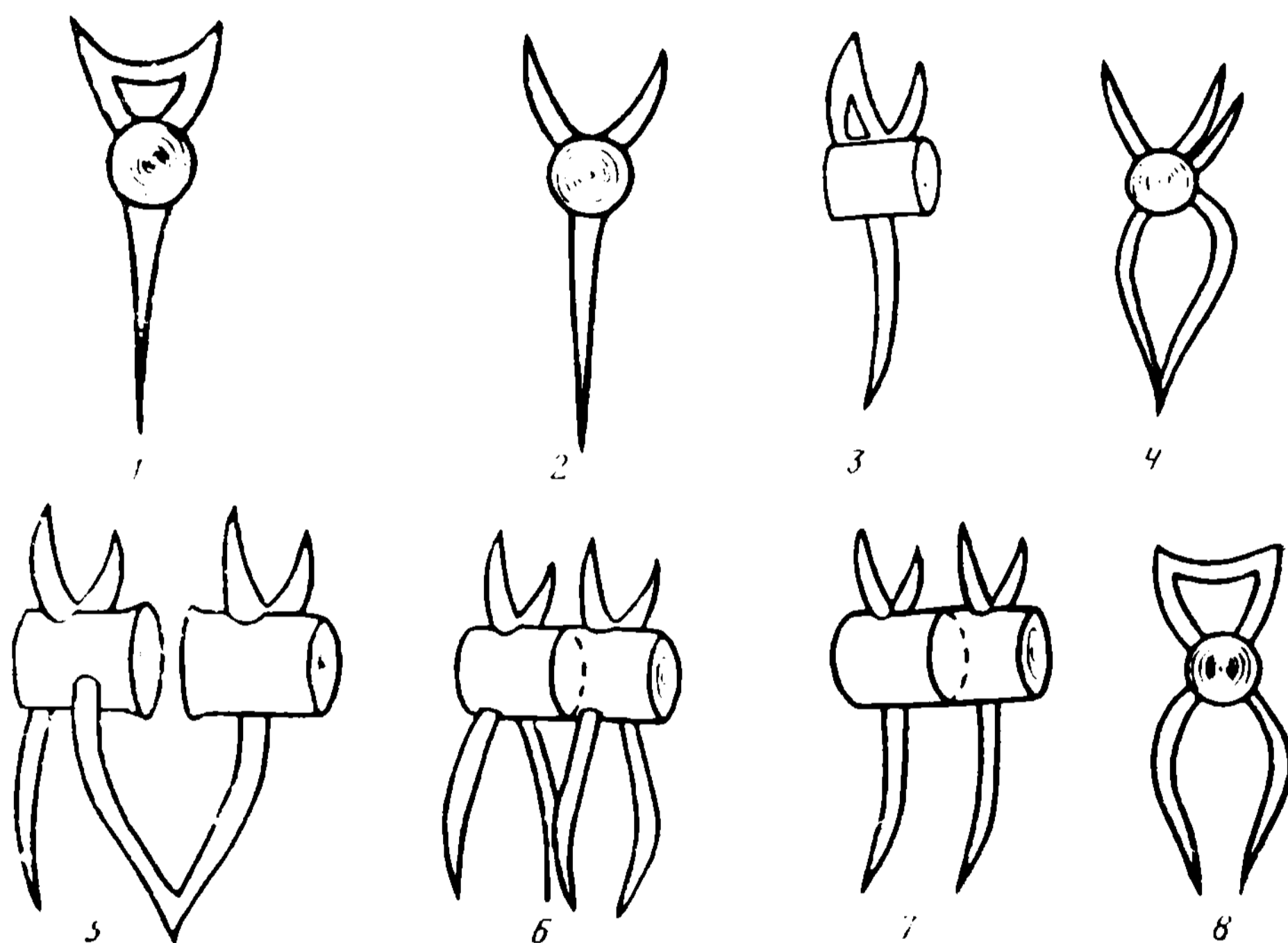


Рис. 2. Фены переходного отдела позвоночника

попытки систематизации, обеспечивающей лучшую воспроизводимость результата, неоспорима.

В данной работе каталогизированы некоторые фены, используемые параллельно с показателями флюктуирующей асимметрии для оценки сбалансированности морфогенеза в популяциях леща *Aoramis brama*, густеры *Blicca bjorkna*, синца *Abramis balerus*, белоглазки *A. sara*, рыбца *Vimba vimba*, плотвы *Rutilus rutilus*.

На схематических рисунках иллюстрированы скелетные фены леща (рис. 1—12). В большинстве случаев их можно рассматривать как мелкие аномалии и редкие варианты структур скелета,

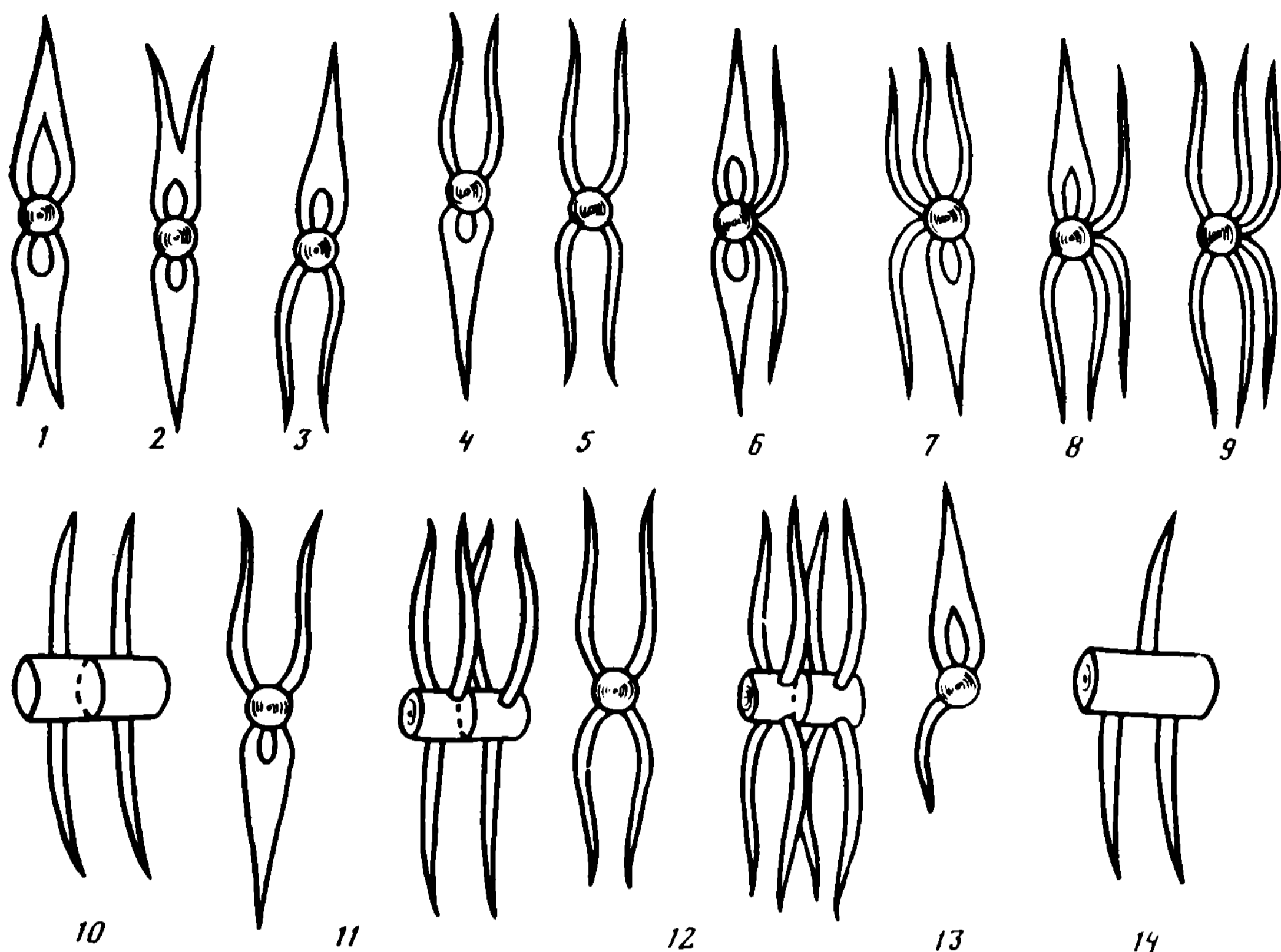


Рис. 3. Фены хвостового отдела позвоночника

поэтому в качестве варианта иллюстрирована также условная «норма». Однако для некоторых географически изолированных популяций, а также для популяций в зонах сильного антропогенного стресса частота нормы может быть значительно ниже частот аномалий. Кроме того, некоторые аномалии становятся нормой других родов того же подсемейства ельцовых (например, редукция надглазничного канала на теменных костях у американских леуциецин).

Самостоятельным разделом является описание дискретных вариаций рисунка обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* (рис. 13). Проверка на большом материале показала, что популяции из одного бассейна очень близки по частотам этих вариаций и хорошо отличаются от популяций географически удаленных бассейнов, и в еще большей степени — от популяций, изолированных в кислых озерах с $\text{pH} < 6$.

Кодирование фенов в приведенном ниже каталоге строится по позиционному принципу. На первом месте стоит условное сокращенное от латинского названия обозначение рассматриваемой структуры с индексом вверху, показывающим ее положение (правизну—левизну для билатеральных), далее следует порядковый номер (для гомодинамных), обозначение подверженного преобразования элемента, затем символ топологического преобразования (редукция, удвоение и т. п.) и, наконец, индекс, показывающий топографическую направленность преобразования в системе координат, связанной с объектом (дистальный,

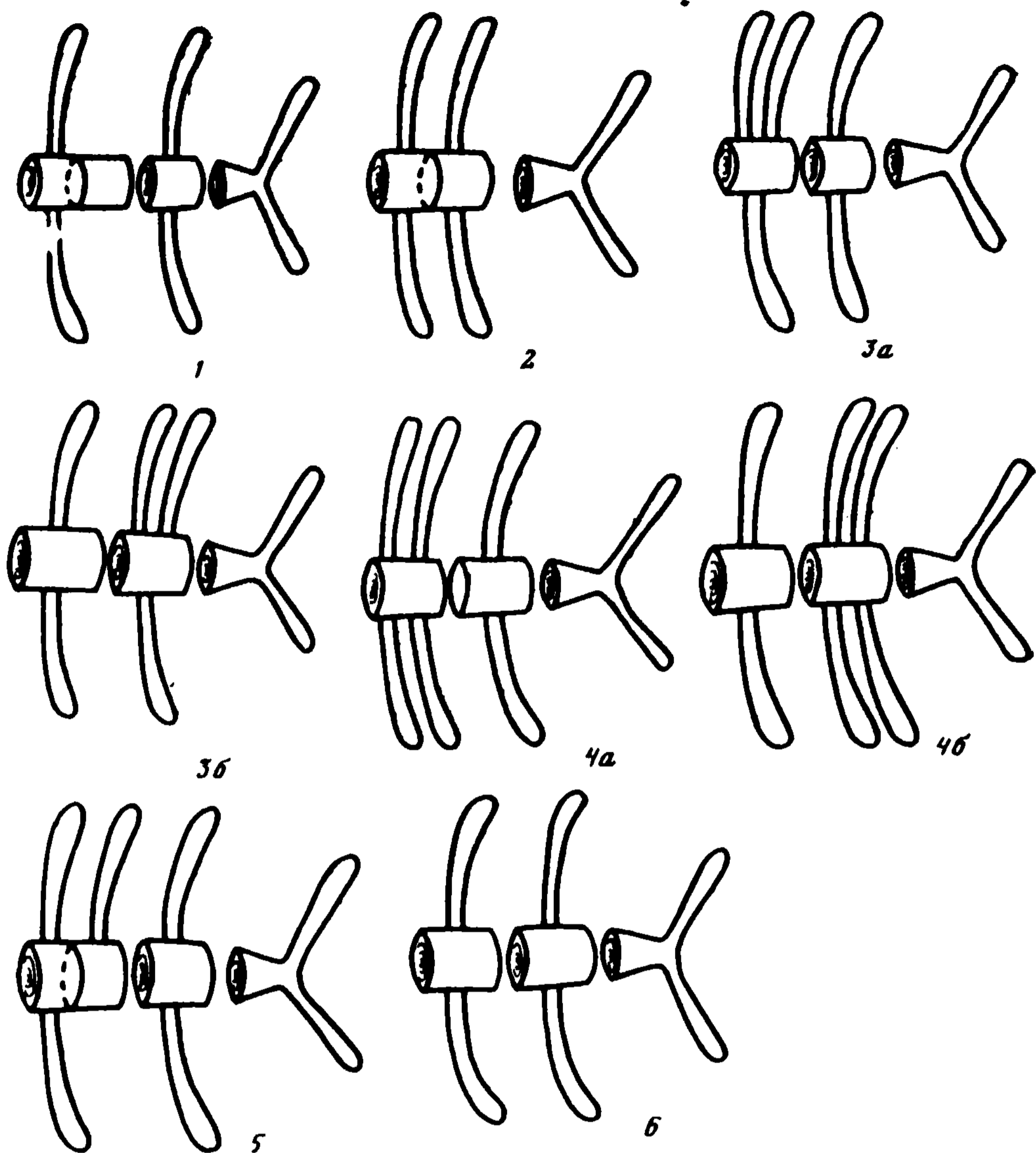


Рис. 4. Фены преурального отдела позвоночника

проксимальный и т. д.). Так, например, внешнее ответвление надглазничного канала на теменной кости будет обозначаться символом P SO gam dist. Иногда важно указывать степень полноты преобразования или выраженность вариации. В случае пропуска одной из позиций порядок остальных сохраняется неизменным. Для экономии места в каталоге опущены обозначения правых и левых частей билатеральных структур, хотя все они допускают гетерогенность. Частоты фенов в популяции могут отражать как ее принадлежность к некоторому популяционному блоку, так и ее состояние. Следуя алгоритму, можно «сжимать» или «растягивать» описание в зависимости от задачи — структурного или качественного анализа. Так, внутри каждого из приведенных типов строения каналов сейсмодатчиковой системы возможны вариации по числу пар. Указывая дополнительно частоты встречаемости таких вариаций, можно оценивать межпопуляционные различия. Рассмотрение вариаций справа и слева дает возможность оценивать стохастический компонент общей фенотипической дисперсии — флюктуирующую асимметрию.

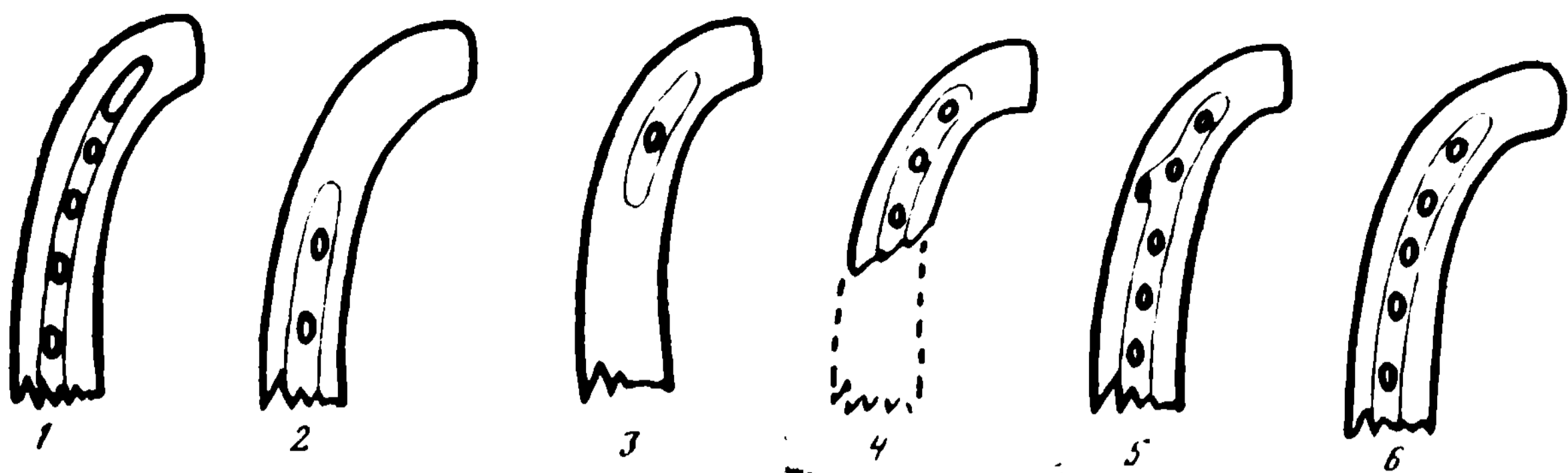


Рис. 5. Фены зубных костей

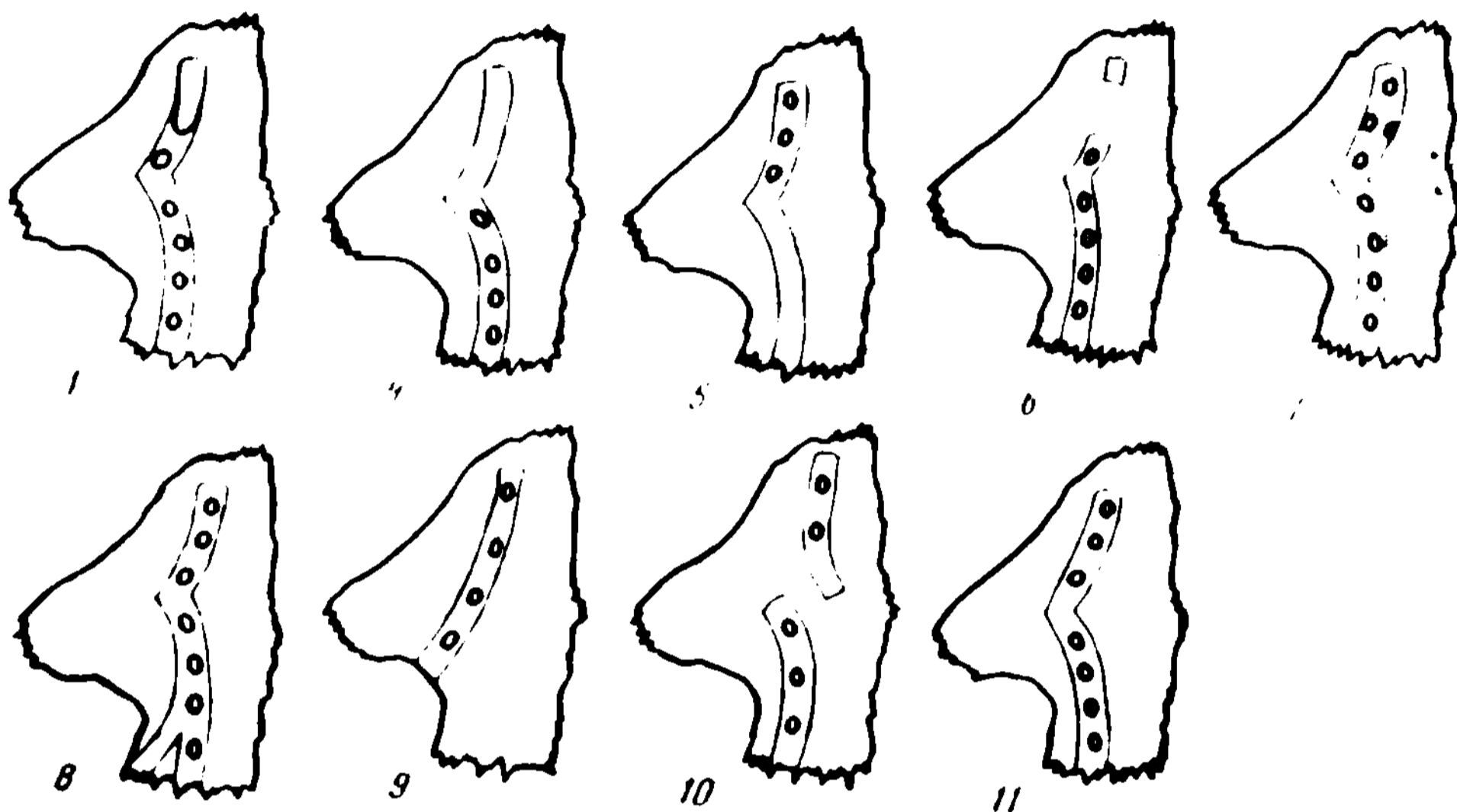


Рис. 6. Фены лобных костей

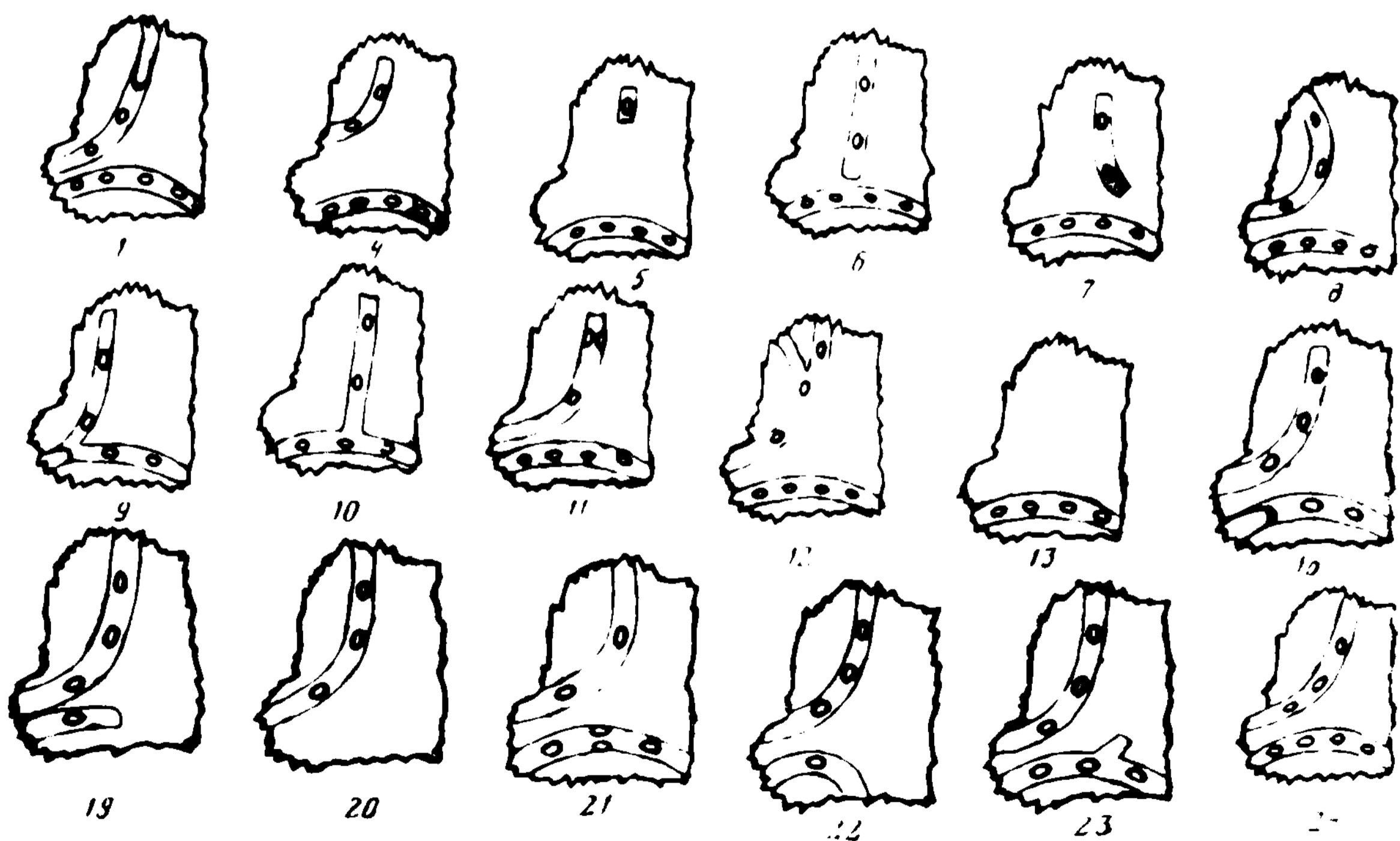


Рис. 7. Фены теменных костей

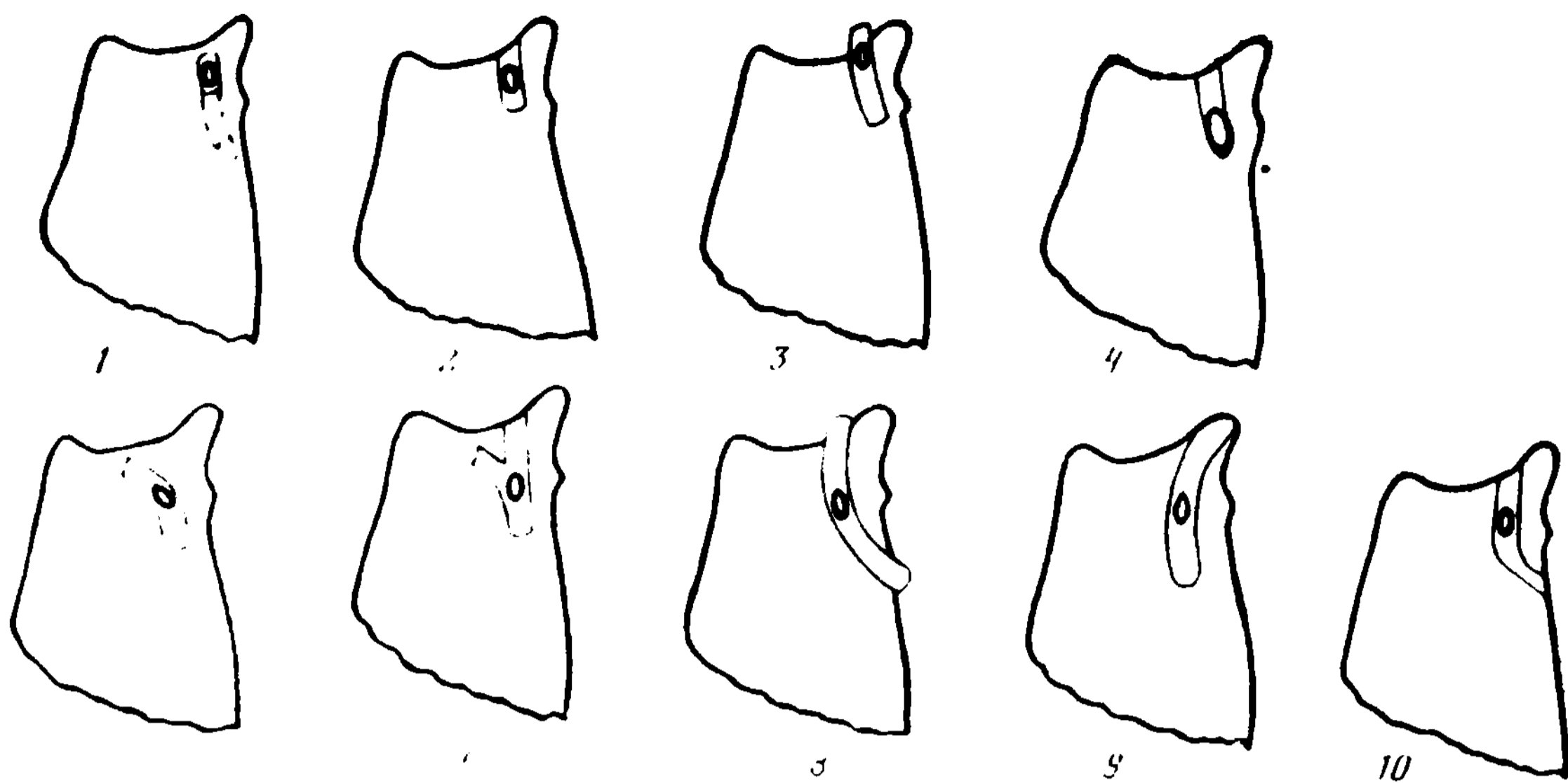


Рис. 8. Фены крышечных костей

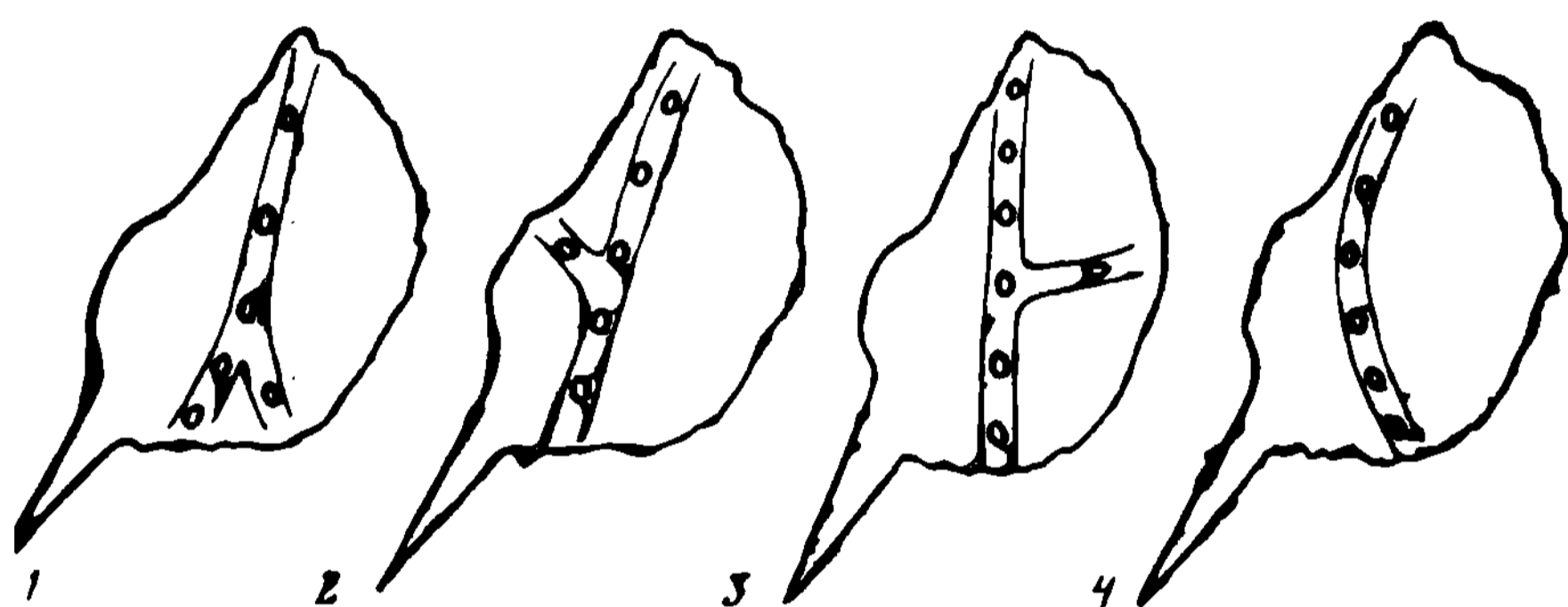


Рис. 9. Фены крыловидно-ушных костей

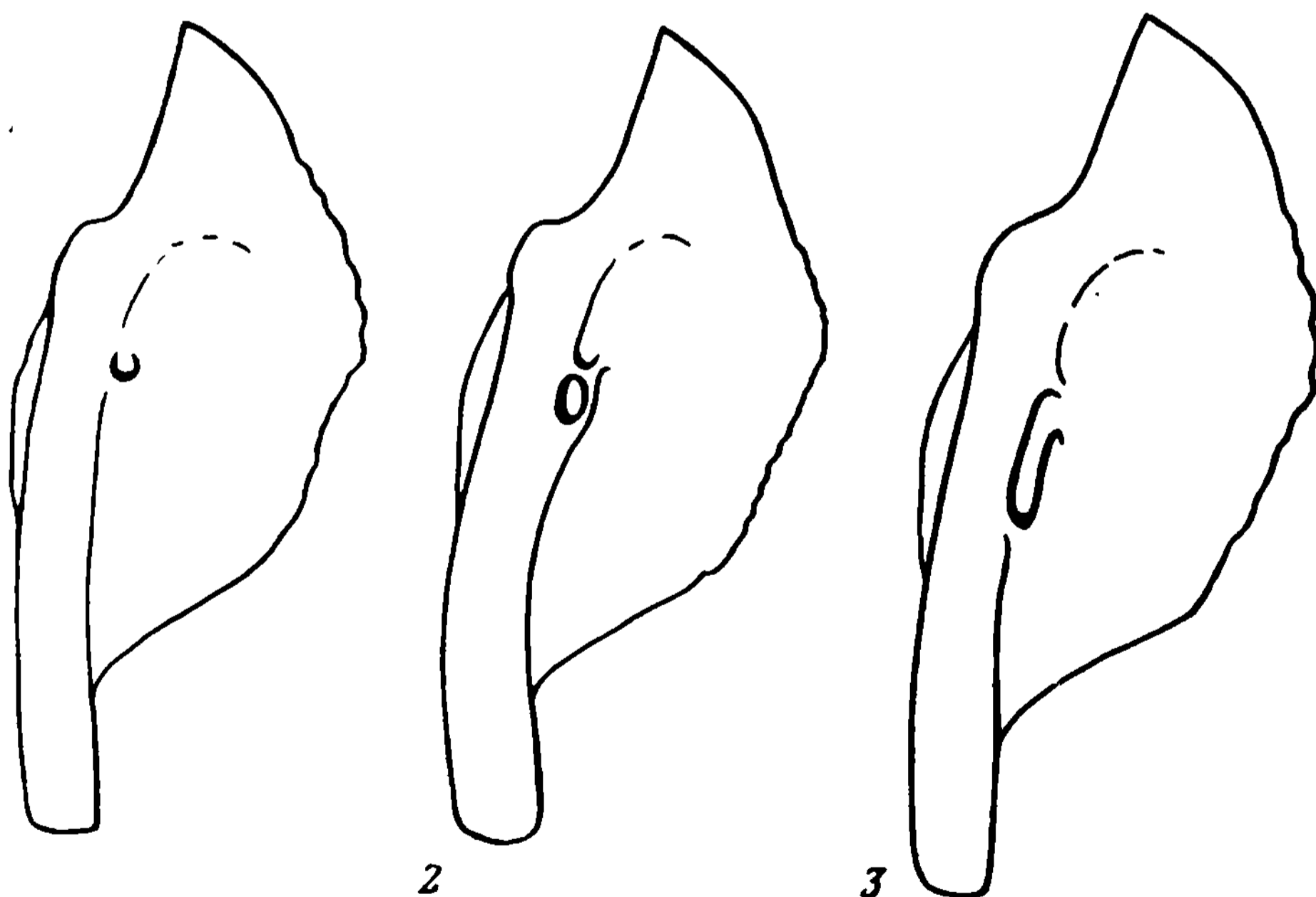


Рис. 10. Фены подвисочных костей

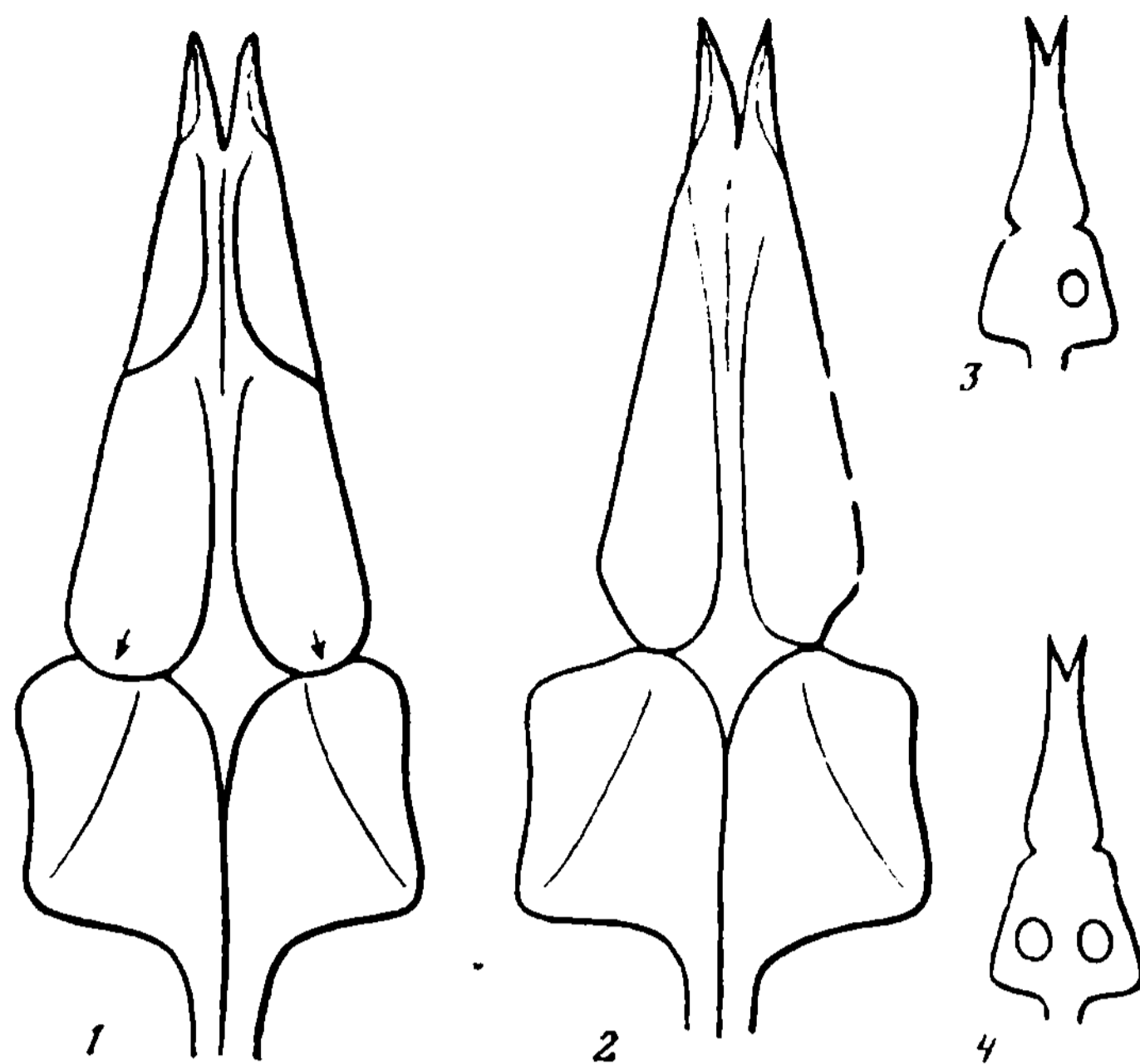


Рис. 11. Фены парасфеноида

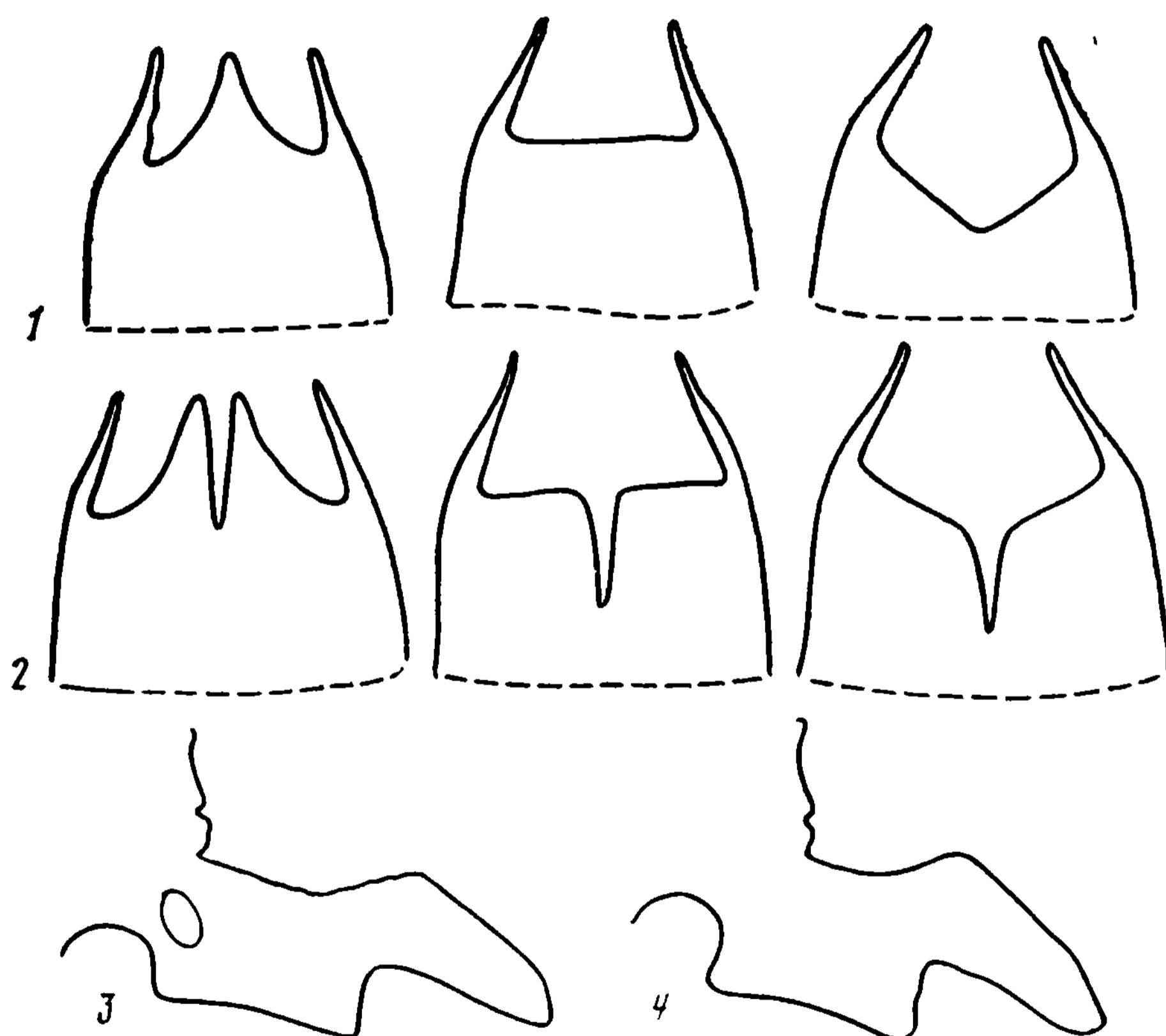


Рис. 12. Фены основной затылочной кости

Каталог фенов рыб

№	Описание	Код
Туловищный отдел позвоночника (V_A , рис. 1)		
1	Раздвоение остистого отростка	V_A^i psd bif
2	Несрастание дуг	V_A^i arc incc
3	Дополнительная дуга слева (справа)	V_A^i arc ^{s,d} ad
4	То же и несрастание дуг	V_A^i arc ^{s,d} ad + arc incc
5	Срастание тел позвонков	V_A^{i+j} c co
6	То же и несрастание дуг	V_A^{i+j} c co + arc incc
7	Отсутствие левой (правой) дуги i -го позвонка, срастание дуг i -го и $(i + 1)$ -го позвонков	V_A^i arc ^{s,d} red com + V_A^{i+j} arc co
Переходный отдел позвоночника (V_1 , рис. 2)		
1	Несрастание дуг	V_1^i arc incc
2	Срастание тел позвонков	V_1^{i+j} c co
3	Срастание тел позвонков, несрастание дуг	V_1^{i+j} c co + arc incc
4	Отсутствие левой (правой) дуги i -го позвонка, срастание дуг i -го и $(i + 1)$ -го позвонков	V_1^i arc ^{s,d} red com V_1^{i+j} arc cc
5	Несрастание дуг, дополнительный парапофиз	V_1^i arc incc + par add
6	Отверстие в левом (правом) парапофизе	V_1^i par ^{s,d} for
Хвостовой отдел позвоночника (V_C , рис. 3)		
1	Раздвоение нижнего остистого отростка	V_C^i psi bif
2	Раздвоение верхнего остистого отростка	V_C^i psd bif
3	Несрастание дуг снизу	V_C^i arc inf incc
4	Несрастание дуг сверху	V_C^i arc sup incc
5	Несрастание дуг сверху и снизу	V_C^i arc sup inf incc
6	Дополнительные дуги слева (справа) — сверху и снизу	V_C^i arc add ^{s,d} — sup inf
7	То же и несрастание дуг сверху	V_C^i arc add ^{s,d} — sup inf + arc sup incc
8	То же и несрастание дуг снизу	V_C^i arc add ^{s,d} sup inf + arc inf incc
9	То же и несрастание дуг сверху и снизу	V_C^i arc add ^{s,d} — sup inf + arc sup inf incc
10	Срастание тел позвонков	V_C^{i+j} c cc

Каталог фенов рыб (продолжение)

№	Описание	Код
Хвостовой отдел позвоночника (V_C , рис. 3)		
11	То же и несрастание дуг i -го и $(i+1)$ -го позвонков сверху	V_C^{i+1} с cc, V_C^{i+1} arc sup incc
12	То же и несрастание дуг i -го и $(i+1)$ -го позвонков сверху и снизу	V_C^{i+1} cc, V_C^{i+1} arc sup inf incc
13	Отсутствие левой (правой) нижней дуги	V_C^i arc inf ^{s,d} red com
14	Дополнительный нижний остистый отросток	V_C^i psi add
Преуральный отдел позвоночника (V_P , рис. 4)		
1	Неполное срастание позвонков — «перемычка»	V_P^{i+1} cc incom
2	Срастание позвонков	V_P^{i+1} cc
3,4	Дополнительный верхний остистый отросток	V_P^i psd add
5,6	Дополнительный верхний остистый и гемальный отростки	V_P^i psd add, hp add
7	Неполное срастание позвонков, отсутствие гемального отростка	V_P^{i+1} cc incom, $V_{P_{i+j}}$ red com
Зубные кости (D , рис. 5)		
1	Частичное незаращение стенки передней части канала	D pm hy ant
2	То же средней части канала	D pm hy med
3	То же задней части канала	D pm hy post
4	Редукция передней части канала	D pm red ant
5	То же задней части канала	D pm red post
6	Редукция задней части	D red post
7	Дистальное ответвление канала	D pm ram dist
8	Норма	DN
Лобные кости (F , рис. 6)		
1	Частичное незаращение стенки передней части канала	F so hy ant
2	То же средней части канала	F so hy med
3	То же задней части канала	F so hy post
4	Отсутствие пор в передней части канала	F so, p red ant
5	То же в задней части канала	F so, p red post
6	Разрыв канала в передней части	F so int ant
7	Наличие сдвоенных пор	F so, p dup
8	Дистальное ответвление в задней части канала	F so ram dist post
9	Дистальный изгиб задней части канала	F so flex dist post
10	Разрыв канала в средней части	F so int med
11	Норма	FN

Каталог фенов рыб (продолжение)

№	Описание	Код
Теменные кости (Р, рис. 7)		
1	Частичное незаращение стенки передней части надглазничного канала	P so hy ant
2	То же средней части надглазничного канала	P so hy med
3	То же задней части надглазничного канала	P so hy post
4	Укорочение надглазничного канала	P so red
5	То же и его выпрямление	P so red post
6	Выпрямление надглазничного канала с выходом вблизи надвисочного канала	P so curv post in
7	Проксимальное искривление задней части надглазничного канала	P so curs post com
8	Дистальное искривление передней части надглазничного канала	P so curv ant
9	Общее выходное отверстие надглазничного и надвисочного каналов	P (so + st) for co
10	Слияние надглазничного и надвисочного каналов	P (so + st) cc
11	Наличие сдвоенных пор на надглазничном канале	P so, p dup
12	Дистальное ответвление передней части надглазничного канала	P so ram dist ant
13	Отсутствие надглазничного канала	P so red com
14	Прохождение надглазничного канала сквозь	P so tr
15	Проксимальное ответвление задней части надглазничного канала	P so ram pr post
16	Частичное незаращение стенки дистальной части надвисочного канала	P st hy dist
17	То же средней части надвисочного канала	P st hy med
18	То же проксимальной части надвисочного канала	P st hy pr
19	Редукция проксимальной части надвисочного канала	P st red pr
20	Отсутствие надвисочного канала	P st red com
21	Наличие сдвоенных пор на надвисочном канале	P st, p dup
22	Переднее ответвление надвисочного канала	P st ram ant
23	Изгиб надвисочного канала в заднем направлении	P st flex post
24	Норма	PN
Крышечные кости (О, рис. 8)		
1	Выход канала на внутренней стороне operculum	O pm tr

Каталог фенов рыб (окончание)

№	Описание	Код
Крышечные кости (О, рис. 8)		
2	Редукция нижней части канала	O pm red inf
3	Канальный элемент выступает за край operculum	O pm exc
4	Незаращение нижней части канала	O pm hy inf
5	Искривление канала к заднему краю operculum	O pm curv post
6	Ответвление канала к заднему краю operculum	O pm ram post
7	Отсутствие канала	O pm red com
8	Несрастание канального элемента с ана- местическим	(O + pm) incc
9	Искривление канала к переднему краю operculum	O pm flex ant
10	Норма	ON
Крыловидноушные кости (Pt, рис. 9)		
1	Раздвоение задней части канала	Pt io bif
2	Дистальное ответвление канала	Pt io ram dist
3	Проксимальное ответвление канала	Pt io ram pr
4	Норма	PtN
Подвисочные кости (Н рис. 10)		
1	Одно (входное) отверстие канала иннер- вации	H nf p
2	Окно на стенке канала иннервации	H nf for
3	Частичное незаращение канала иннер- вации	H nf hy in
Парасфеноид (Psph, рис. 11)		
1	Крыловидные выступы на вентральной стороне задней части	Psph pp post
2	Отсутствие крыловидных выступов	Psph pp red post
3	Отверстие по одну сторону от вент- рального киля в задней части	Psph for ^{sdd} post
4	То же, по обе стороны	Psph for ^{sd} post
Основная затылочная кость (Вор, рис. 12)		
1	Выступ переднего края жевательной площадки	Bop exc ant
2	Выемка переднего края жевательной площадки	Bop conc ant
3	Переднее васкулярное окно на боко- вой стенке жевательной площадки	Bop for lat ant
4	Отсутствие переднего латерального окна	Bop for lat ant red

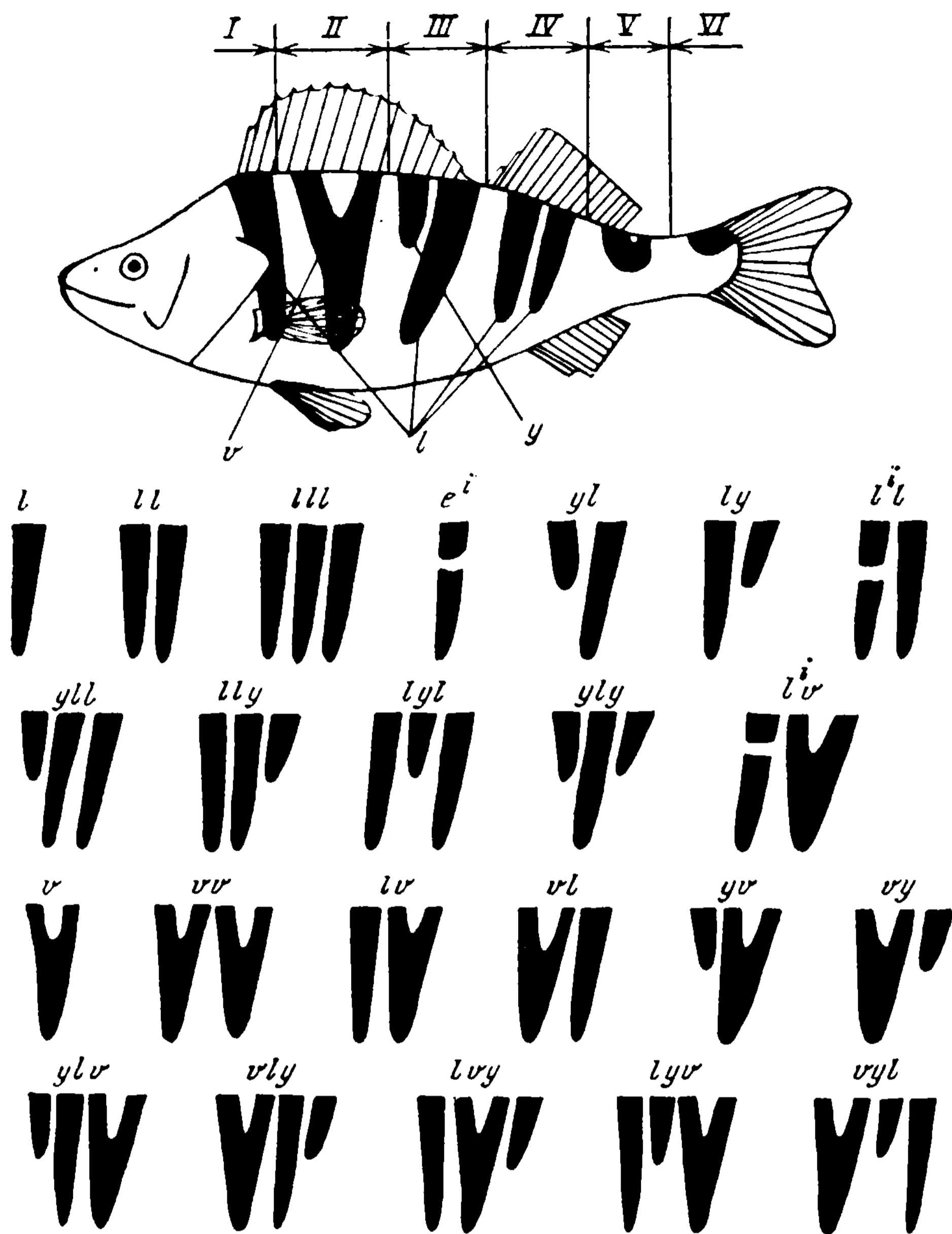


Рис. 13. Фены окраски окуня (описание см. текст)

ФЕНЫ ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТОЙ ОКРАСКИ ОКУНЯ PERCA FLUVIATILIS (РИС. 13)

На туловище окуня имеются 6 зон поперечнополосатой пигментации (см. рис. 13). А в 5-й и 6-й зонах пигментация имеет вид небольших пятен, что затрудняет их классификацию, поэтому выделение фенов проводилось по 1—4-й зонам.

Выделены следующие фены: *l* — поперечная полоса, пересекающая боковую линию; *l'* — поперечная полоса с разрывом; *y* — поперечная полоса укороченная; *v* — поперечная полоса, раздваивающаяся с дорзальной стороны тела. Возможна асимметрия проявления фенов по сторонам тела. Материал следует просматривать свежим, так как окраска быстро блекнет после смерти животного.

КАТАЛОГ ФЕНОВ ОКРАСКИ ЖУКОВ-НАРЫВНИКОВ (Coleoptera, Meloidae)

Т. А. АБЫЛКАСЫМОВА, Ч. М. БАКИРОВА
Киргизский государственный университет, Фрунзе

Жуки-нарывники характеризуются высокой индивидуальной изменчивостью, широким распространением, относительно высокой численностью по всему ареалу и легкостью сбора массового материала. По общему признанию колеоптерологов, нарывники считаются труднейшей в систематическом отношении группой жесткокрылых (Кузин, 1953).

В сериях собственных публикаций авторы настоящей статьи (1982, 1983, 1984, 1985 и т. д.) указывали на большую внутривидовую изменчивость этой группы. Данный каталог составлен на основании изучения окраски шести видов жуков-нарывников *Mylabris (chalcabris) frolovi* Germ., *M. (s. Str.) quadripunctata mesasiatica* Kusin, *M. (eumylabris) calida* Pall., *M. (eumylabris) schrenki* Gebl., *M. (tigrabris) kirgisica* Axsentiev (in litt), *M. (tigrabris) biguttata* Gebl., собранных в разных районах Киргизии в 1976—1982 гг. Всего просмотрено жуков более 15 тыс. из 81 выборки.

У нарывников могут быть выделены несколько фенов по цвету и несколько десятков фенов по рисунку пятен надкрыльев (вариации жилкования рассмотрены отдельно: Садыкова, Абылкасымова, 1984, 1985). Цвет и рисунок окраски надкрыльев жуков-нарывников характеризуются элементарностью и дискретностью. В этом они полностью соответствуют определению фена (Яблоков, 1980).

У *M. frolovi* Germ. выделено три вариации окраски надкрыльев: красная, красновато-бурая и суриково-красная (цвет надкрылья варьирует в зависимости от места обитания: северные (Мин-булакские) популяции данного вида в основном имеют суриково-красный цвет, а южные (пос. Кара-Март, им. Калинин) — красный и красновато-бурый).

У *M. frolovi* Germ. рисунок образован тремя рядами светлых пятен на темном фоне надкрылий (рис. 1). Изменчивость формы, числа и расположения пятен на надкрыльях: 1.1.1. пятно посередине, второе прикасается к наружному краю (характерный признак), 1.1.2. четковидное, 1.1.3. редуцированное пятно; 1.1.4. пятно прикасается к внутреннему краю надкрылий, 1.1.5. пятно выходит за край надкрылий (редкие признаки), 2.1.1. пятно овальное (характерный признак), пятно иной формы (редкий признак). 2.2.1. ось пятна перпендикулярна оси тела, 2.2.2. ось пятна под углом к оси тела, 2.3.1. пятно соединяется с наружной стороной, 2.3.2. пятно соединяется с двумя сторонами, 2.3.3. пят-

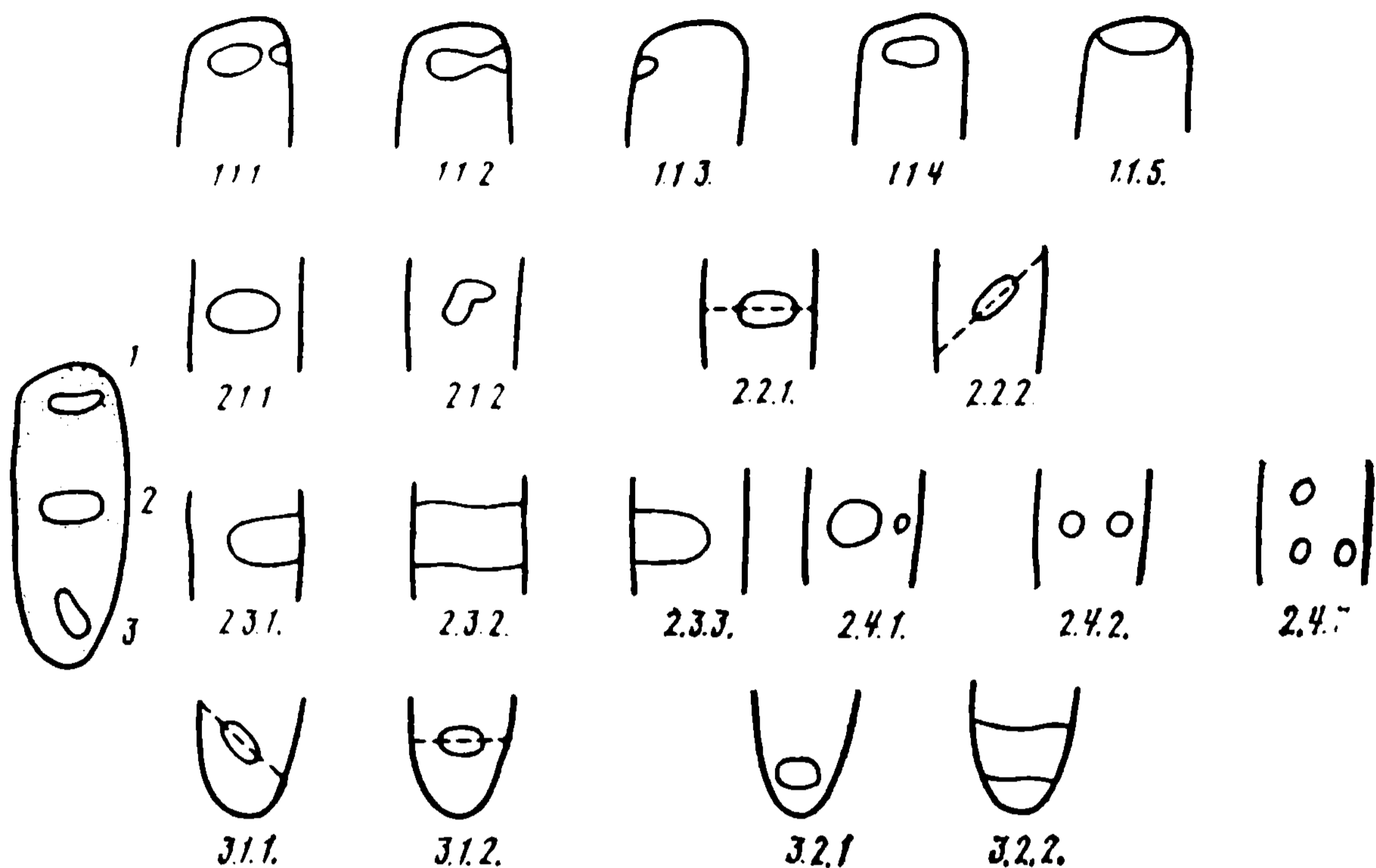


Рис. 1. Фены рисунка у *M. frolovi*

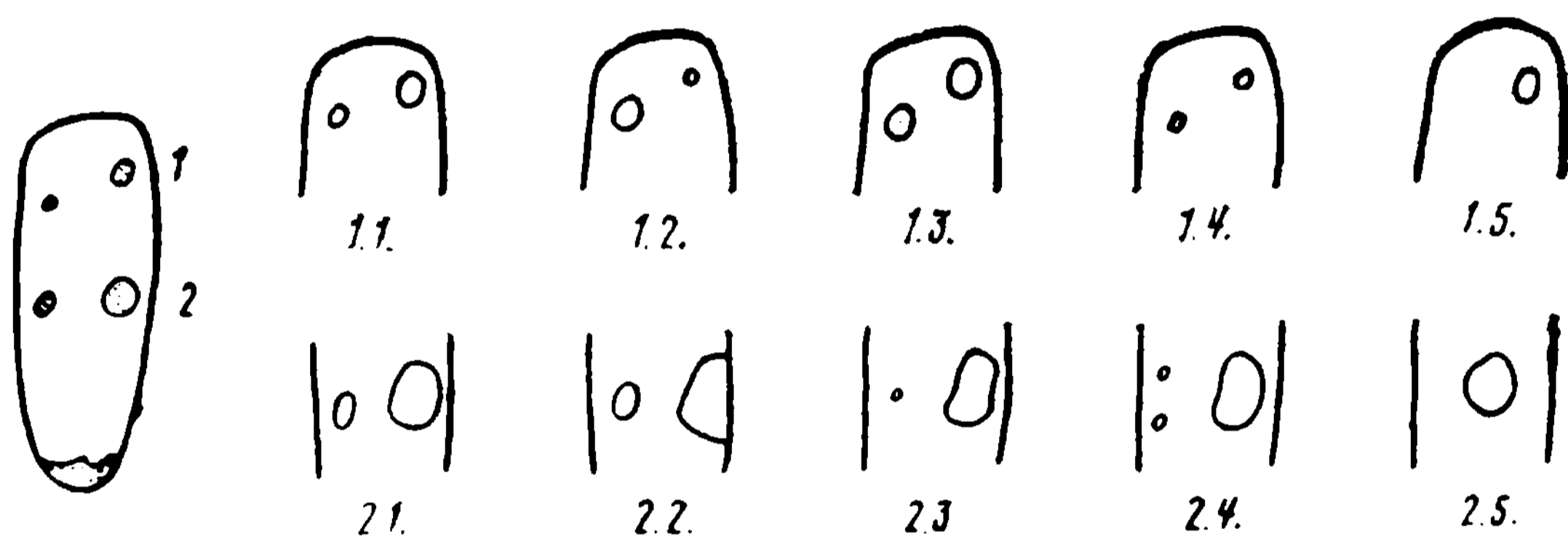


Рис. 2. Фены рисунка у *M. quadripunctata*

но соединяется с внутренней стороной надкрылья, 2.4.1. одно большое пятно, второе маленькое, 2.4.2. два маленьких пятна, 2.4.3. три маленьких пятна. 3.1.1. ось пятна под углом, 3.1.2. ось пятна перпендикулярна оси тела (редкий признак), 3.2.1. редуцированное пятно, 3.2.2. пятно касается краев (очень редкие признаки).

У *M. quadripunctata* цвет надкрылий красный, слабо варьирует, рисунок образован двумя рядами темных пятен на светлом фоне надкрылий (рис. 2). Изменчивость первого ряда пятен: 1.1. два пятна с одним мелким с внутренней стороны (редкий признак), 1.2. два пятна с одним мелким с наружной стороны (редкий признак), 1.3. два крупных пятна (характерный признак), 1.4. два мелких пятна (очень редкий признак), 1.5. одно крупное пятно с наружной стороны (единичный признак). Изменчивость второго ряда пятен: 2.1. два пятна, внутреннее пятно меньшего размера (характерный признак), 2.2. крупное пятно выходит на

наружный край надкрылий (редкий признак), 2.3. пятно с внутренней стороны в виде точки (редкий признак), 2.4. мелкое пятно дробится на два (единичный признак), 2.5. одно крупное пятно с наружной стороны надкрылий (единичный признак).

У *M. calida* и *M. schrenki* спектр окраски варьирует от медово-желтых, оранжевых до светло-коричневых. Для большинства популяций характерна светло-коричневая окраска. У *M. calida* выделяется три спектра цветовых вариаций: медово-желтая, коричневая и бурая. Наиболее характерный — медово-желтый цвет.

У *M. calida* рисунок образован тремя рядами темных перевязей на светлом фоне (рис. 3). Первая цифра на рисунке обозначает ряд перевязи, вторая — форму пятна, третья — ее вариации. Изменчивость первой перевязи: 1.1.1. узкая перетяжка (редкий признак), 1.1.2. широкая перетяжка (характерный признак), 1.1.3. наличие дополнительного пятна (единичный), 1.2.1. перетяжка с внутреннего края (редкий признак), 1.2.3. перетяжка без внутреннего пятна (очень редкий признак), 1.2.2. перетяжка с внутренним пятном (редкий признак), 1.2.4. перетяжка с наружного края (редкий), 1.3.1. перевязь, соединенная с внутренней стороной, 1.3.2. редуцированная перевязь. Изменчивость второй перевязи: 2.1.1. полная перевязь (характерный признак), 2.1.2. редуцированная перевязь (редкий признак), 2.1.3. перетяжка с внутреннего края (редкий), 2.1.4. две перетяжки с внутреннего края (единичный признак), 2.1.5. две перетяжки, одна с внутреннего края, другая на середине нижней стороны надкрылий (единичный признак), 2.1.6. перетяжка на середине верхней стороны перевязи. Число светлых пятен на 2-й перевязи: 2.2.1. четыре пятна, 2.2.2. пять пятен, 2.2.3. три пятна, 2.2.4. два пятна, 2.2.5. одно пятно; все это очень редкие признаки. Изменчивость третьей перевязи: 3.3.1. полная перевязь (характерный признак), 3.3.2. редуцированная перевязь (редкий признак), 3.1.3. перевязи образуют пятно с наружного края (единичный признак), 3.1.4. на середине перевязи перетяжка (единичный). Число светлых пятен на третьей перевязи: 3.2.1. три пятна, 3.2.2. два пятна, 3.2.3. два пятна, одно заходит за наружный край (редкие признаки).

У *M. schrenki* темные пятна на светлом фоне (рис. 4). Изменчивость первого ряда пятен: 1.1. редуцированная с наружного края перевязь (редкий признак), 1.2. редуцированная с внутреннего края надкрылий перевязь (характерный признак), 1.3. пятно имеет связь с перевязью с внутренней стороны (редкий признак), 1.4. пятно имеет связь с перевязью с наружной стороны (редкий признак), 1.5. редуцированная перевязь и пятно, 1.6. два пятна, сохранившие связь между собой, 1.7. два пятна (редкие признаки). Изменчивость второго ряда: 2.1. полная перевязь с волнистыми краями, 2.2. полная перевязь с прямыми краями.

У *M. biguttata* светлые пятна на темном фоне (рис. 5). Изменчивость 1-го ряда пятен: 1.1. полуэллипсовидное пятно (характерный признак), 1.2. пятно неправильной формы (редкий

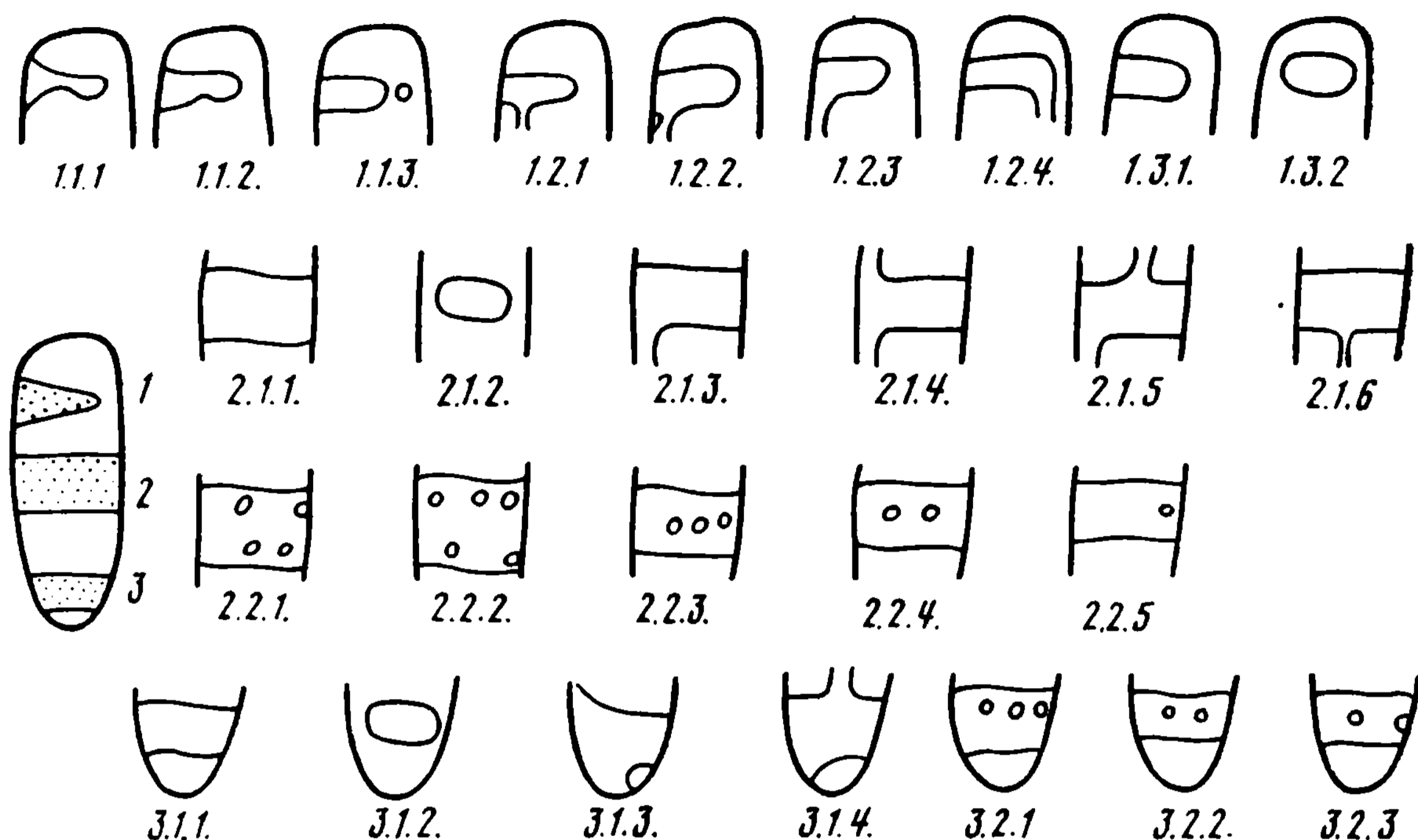


Рис. 3. Фены рисунка у *M. calida*

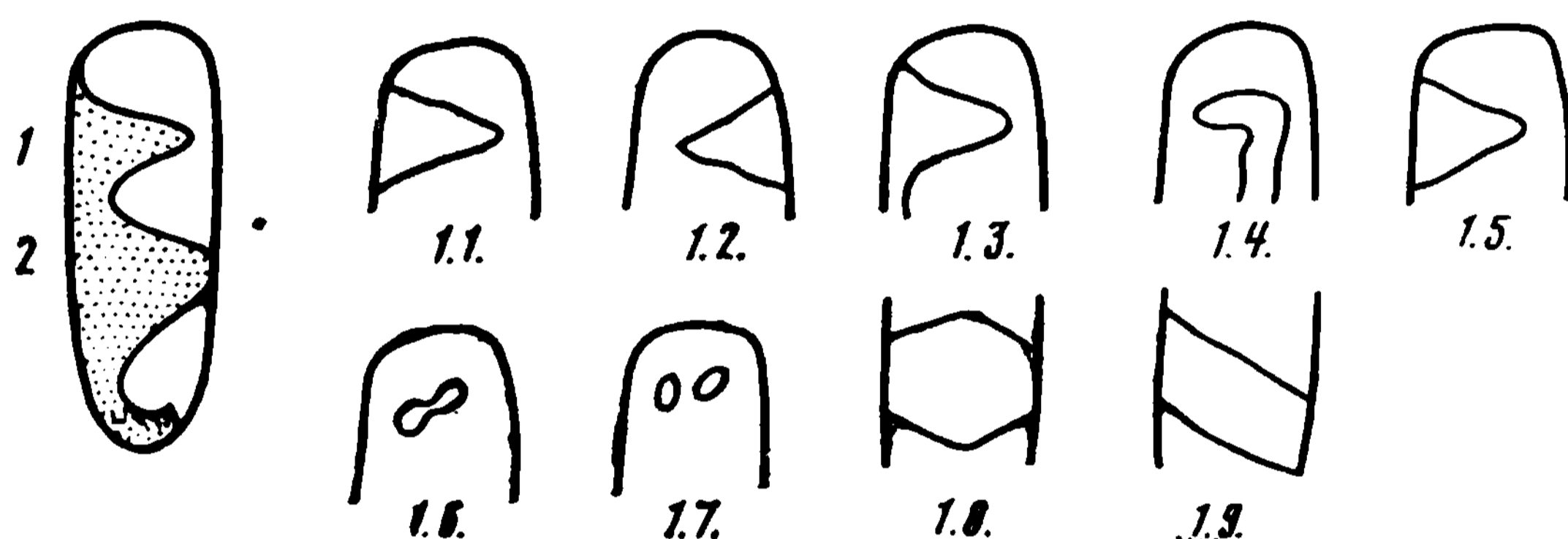


Рис. 4. Фены рисунка у *M. schrenki*

признак), 1.3. пятно треугольной формы (редкий признак). Изменчивость второго пятна: пятно в центре (характерный признак), 2.2. два пятна (редкий признак), 2.3. одно пятно с наружного края (редкий признак), 2.4. одно пятно с внутреннего края, 2.5. без пятен (характерные признаки). Изменчивость третьего ряда пятен: 3.1. ось пятна под углом к внутреннему краю (характерный признак), 3.2. ось пятна под углом к наружному краю (редкий признак), 3.3. два пятна, мелкое с внутренней стороны, 3.4. два пятна, мелкое с внутренней стороны, 3.5. два пятна, мелкое ближе к вершине, 3.6. три пятна, два мелких пятна с наружной стороны, 3.7. два мелких пятна, 3.8. одно мелкое пятно, 3.9. без пятен (редкие признаки).

У *M. kirgisica* спектр цветовых вариаций надкрыльев медово-желтый, бледно-бурый, кирпично-бурый, рисунок образован четырьмя рядами светлых перевязей на темном фоне (рис. 6). Изменчивость первой перевязи: 1.1.1. связь пятна с перевязью с

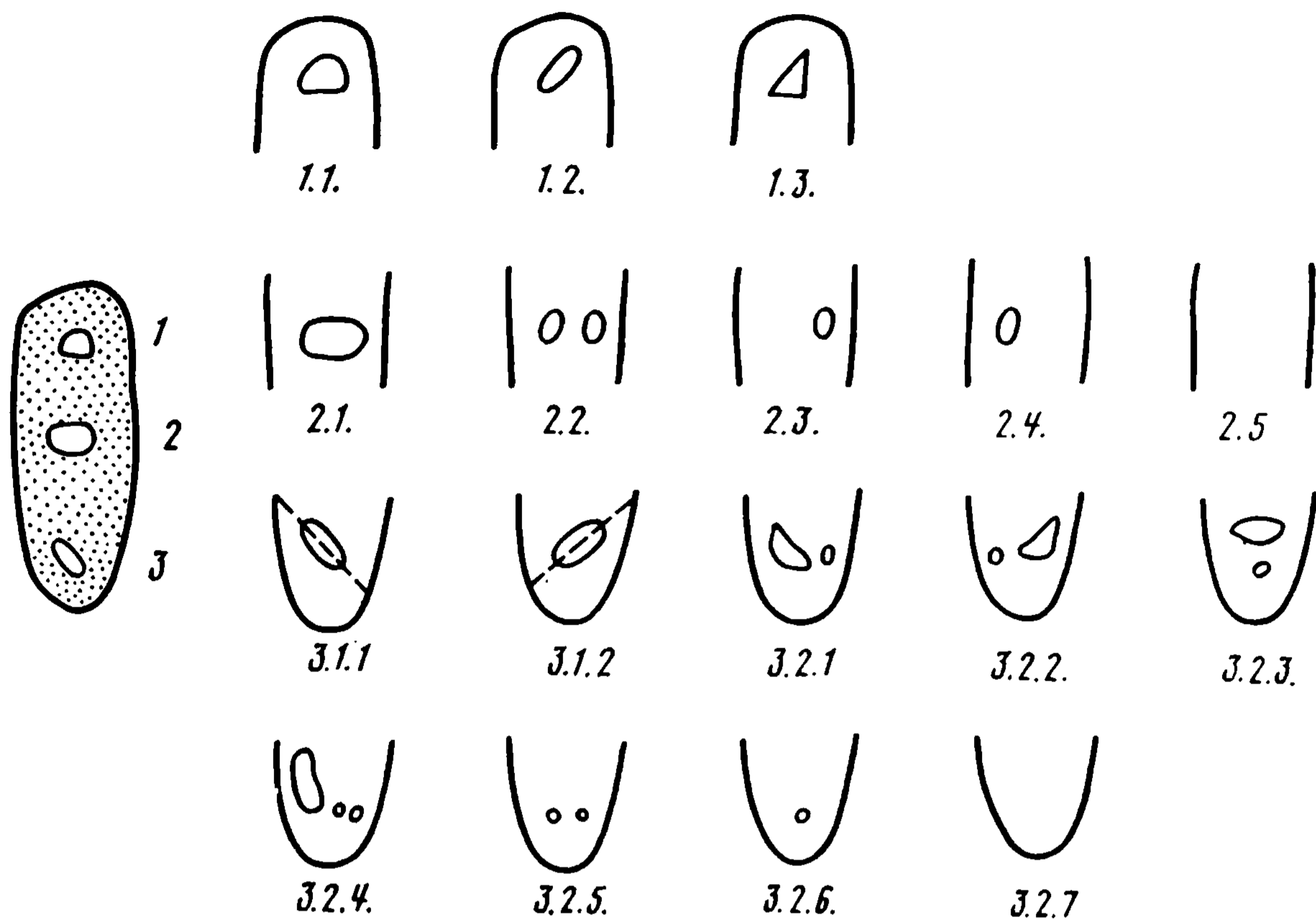


Рис. 5. Фены рисунка у *M. biguttata*

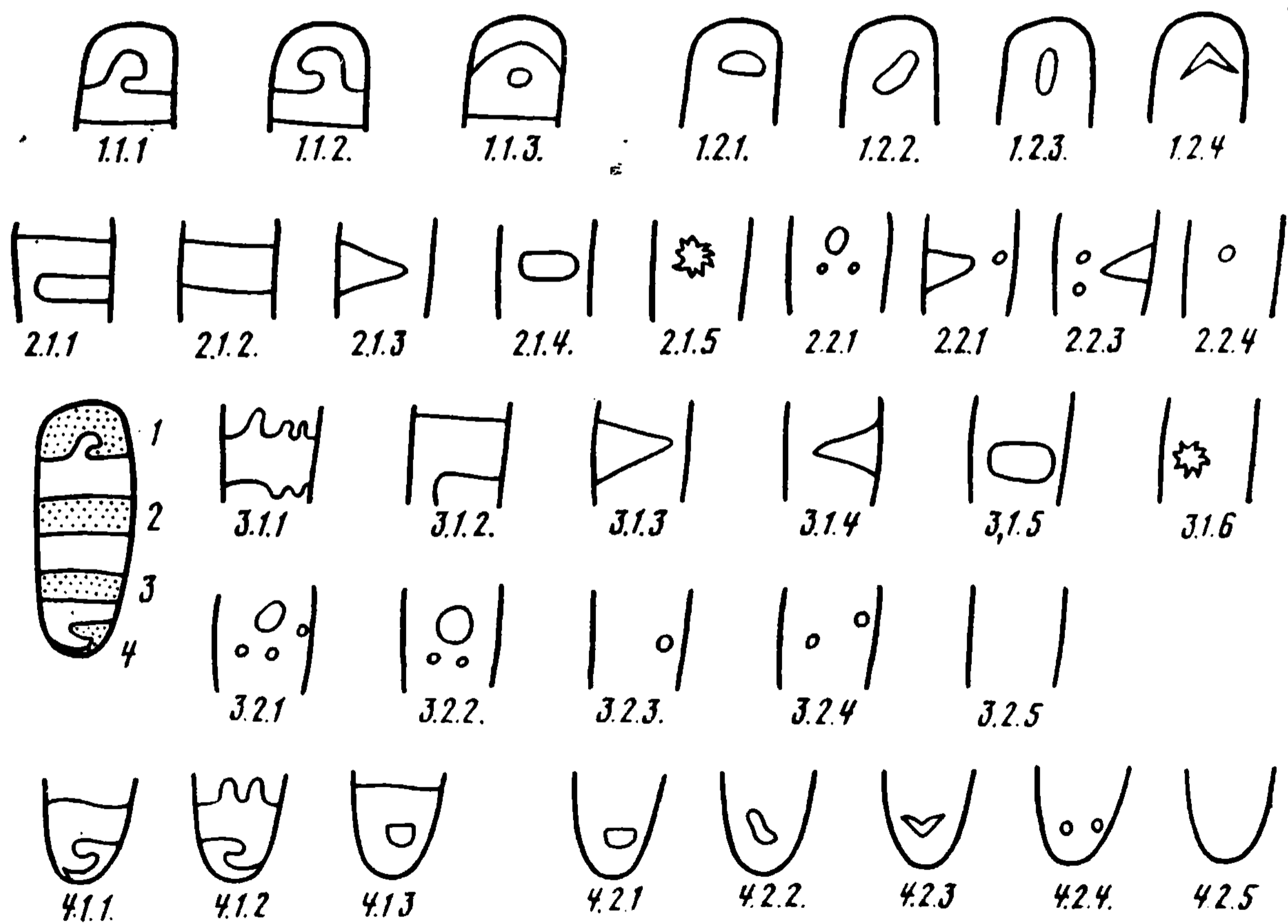


Рис. 6. Фены рисунка у *M. kirgisica*

внутренней стороны, 1.1.2. связь пятна с перевязью с наружной стороны, 1.1.3. связь пятна с перевязью с обеих сторон, 1.2.1. полуэллипсовидное пятно (характерный признак), 1.2.2. пятно неправильной формы (редкий признак), 1.2.3. пятно угольной формы, 1.2.4. вытянутое поперек пятно (редкие признаки). Изменчивости второй и третьей перевязей сходны между собой, первой и четвертой тоже имеют сходство, поэтому мы не будем повторять описание одинаковых признаков. Вторая перевязь: 2.1.1. одновременная связь перевязей, 2.1.2. полная перевязь (без нарушений), 2.1.3. крупная редукция перевязи с внутренней стороны, 2.1.4. крупная редукция перевязи с наружной стороны, 2.1.5. пятно в центре, 2.1.6. пятно неправильной формы. Число пятен: 2.2.1. три пятна, 2.2.2. два пятна и редукция с наружного края, 2.2.3. одно пятно.

Из изложенного выше каталога фенов окраски надкрыльев жуков-нарывников видно, что, хотя окраска и рисунок надкрыльев исследованных видов весьма изменчивы, среди этих вариаций можно выделить множество гомологичных.

Предложенный перечень вариаций (фенов) нельзя рассматривать как окончательный, и он, несомненно, будет пополняться по мере дальнейшего накопления материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Абылкасымова Т. А. Изменчивость жуков-нарывников Киргизии//Генетические аспекты селекции в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1982. С. 116—122.
- Абылкасымова Т. А. Выделение фенов окраски надкрыльев жуков-нарывников//Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1983. С. 62.
- Абылкасымова Т. А., Турсунова Э. Д., Садыкова Ч. М. Изменчивость окраски некоторых видов жуков-нарывников рода *Mylabris* (Coleoptera)//Исследования растительного и животного мира Киргизии. Фрунзе: Илим, 1984. С. 96—101.
- Бакирова Ч. М. Половые различия в частотах неметрических признаков окраски у жуков-нарывников (Coleoptera, Meloidae)//Зоол. журн. 1985. № 5. С. 779—782.
- Садыкова Ч. М., Абылкасымова Т. А. Использование жилкования крыльев для описания природных популяций жуков-нарывников рода *Mylabris* (Coleoptera, Meloidae)//Исследования растительного и животного мира Киргизии. Фрунзе: Илим, 1984. С. 101—107.
- Садыкова Ч. М., Абылкасымова Т. А. Полиморфизм жилкования жуков-нарывников//Микроэволюция: (Сб. тез. I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции). М., 1985. С. 25.
- Садыкова Ч. М., Абылкасымова Т. А. Использование жилкования крыльев для описания природных популяций жуков-нарывников//Проблемы биоэкологии животных и растений и охраны окружающей среды: Тез. докл. Фрунзе: Илим, 1982. С. 35.
- Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. С. 133.

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГРУДНОГО ПЯТНА У ЛЕСНЫХ И ЖЕЛТОГОРЛЫХ МЫШЕЙ РОДА *ARODEMUS* (Rodentia, Muridae)

Г. В. КУЗНЕЦОВ

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва

Для выявления микроэволюционных процессов весьма важны так называемые «признаки-маркеры» генотипического состава популяций (особенности окраски, форма рисунка и т. д.) (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1974; Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985). С этой точки зрения представляет интерес изучение размера и формы грудного пятна, которое наряду с другими элементами цветовой структуры кожного покрова широко распространено у млекопитающих. Число семейств с признаком грудного—горлового пятна среди млекопитающих мировой фауны достигает 35%. В отряде грызунов число семейств с грудным пятном составляет 31,4%.

У разных семейств и отрядов млекопитающих (насекомоядные, грызуны, хищные, парнокопытные, китообразные, приматы и др.) наблюдаются параллельные ряды изменчивости этого признака (в чем проявляется закон гомологических рядов Н. И. Вавилова). Таким образом, грудное пятно, широко встречающееся среди разных групп млекопитающих, можно рассматривать как наследственно обусловленный, дискретный признак (Пономарев, 1938; Маштак, 1975; и др.), и поэтому оно может быть использовано для анализа дифференциации вида и составляющих его популяций и популяционных группировок.

Цель настоящей статьи — охарактеризовать географическую, возрастную, половую, биотопическую изменчивость грудного пятна у лесной и желтогорлой мышей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В литературе нет единого мнения об объеме рода *Arodemus* Каур (1829). Согласно каталогу млекопитающих мира (Hopacki et al., 1982), род *Arodemus* включает 13 видов. По И. М. Грому (1963), в роде *Arodemus* около 10 видов. Нами проведен анализ только 7 видов рода *Arodemus*. Было обследовано 18 000 экз. мышей этого рода из коллекций ЗМ МГУ, ЗИН АН СССР, КБГУ¹ и добытых в природе за период собственных полевых работ (1968—1986 гг.). Данные о проценте зверьков с грудным пятном в некоторых популяциях лесных мышей европейской части СССР, Закавказья, Памира, Тянь-Шаня и Урала любезно сооб-

¹ Выражаю глубокую благодарность за помощь при работе с коллекционным материалом О. Л. Россолимо, Г. И. Барановой и А. К. Темботову.

щены нам С. Н. Ерофеевой, Н. А. Полушиной, О. В. Митропольским, С. И. Исаевым, Н. М. Кулюкиной и А. А. Ильенко; автор выражает им искреннюю признательность.

Площадь грудного пятна измерялась непосредственно на тушке зверька (использовались миллиметровая бумага и чертежный измеритель). Относительная интенсивность окраски грудного пятна оценивалась визуально по пятибалльной шкале. Описывались также общая окраска и ее интенсивность на спине и брюшке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ¹

У *Apodemus flavicollis* грудное пятно присутствует в популяциях практически у всех зверьков. У *Apodemus sylvaticus* частота встречаемости 0—8% характерна для большинства популяций лесных мышей. Лишь в локальных популяциях Копет-Дага, Кавказа, Западной Европы грудное пятно в популяциях лесных мышей встречается от 10 до 90%. У *Apodemus microps* и *Apodemus speciosus* грудное пятно отмечается примерно у 10—15% просмотренных нами особей. У *Apodemus peninsulae* зверьки с грудным пятном встречаются единично. У *Apodemus agrarius* и *Apodemus mystacinus* грудное пятно не обнаружено.

ФОРМА ГРУДНОГО ПЯТНА У ЖЕЛТОГОРЛЫХ И ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ

На рис. 1, а и б представлены основные вариации геометрической формы грудного пятна у лесных и желтогорлых мышей. Среди форм грудных пятен можно выделить такие геометрические фигуры, как многоугольник, треугольник, прямоугольник, овал, круг².

Частота встречаемости разных форм грудного пятна в различных популяциях желтогорлых и лесных мышей весьма различна. У желтогорлых мышей тульских засек можно выделить следующие основные вариации формы грудного пятна: треугольник (40,4%), многоугольник (34,1%), овал (22,3%), поперечная полоса (прямоугольник) — 3,2%. Интересно отметить, что у большинства желтогорлых мышей (73,7%) треугольное грудное пятно направлено вершиной вниз, а у остальных (26,3%) — вершиной вверх. Среди пятен с формой многоугольника можно выделить сложные многоугольники (68,7%), продольные (15,6%), поперечные (15,6%) в виде полос, напоминающих прямоуголь-

¹ За обсуждение некоторых положений статьи автор сердечно благодарен Н. И. Лариной, Ю. Б. Мантейфелю и О. Ю. Орлову.

² В некоторых случаях мы использовали номенклатуру пятен, предложенную Н. И. Лариной (1958). Она выделяет следующие формы грудного пятна: у лесных мышей — следы, мазок, мазок, переходящий в полосу, полоса, малый овал, большой овал; у желтогорлых мышей — малый овал, большой овал, ошейник, ошейник и полоса.

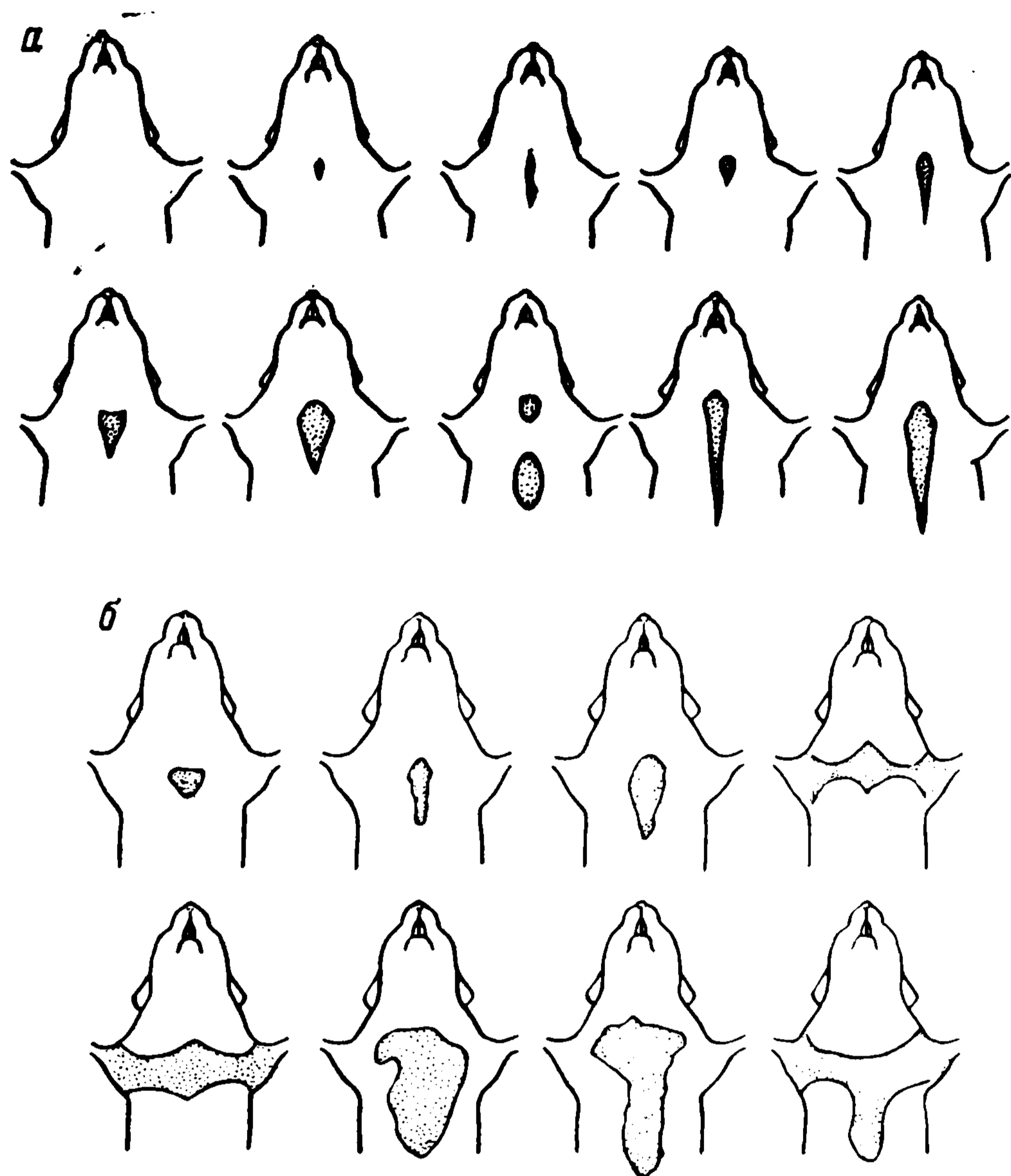


Рис. 1. Некоторые характерные вариации формы грудного пятна лесных (а) и желтогорлых (б) мышей

ники (Кузнецов, 1985, 1986). В Южной Норвегии грудное пятно у желтогорлых мышей проявляется главным образом в виде «ошейника» или «пояса» (прямоугольник или многоугольник с перетяжкой в области шеи и расширением в области брюшка); в Литве чаще встречается овал (80%), в Закавказье, по данным С. Н. Ерофеевой (1975), — овал (31,6%) и полосы (прямоугольники) — 36,9%.

Интересна картина географической изменчивости частоты встречаемости одной из вариаций формы грудного пятна (типа ошейника или пояса) в разных популяциях желтогорлых мышей (рис. 2). По-видимому, концентрация фена «ошейника» и характер его изменений (как и самого размера грудного пятна) могут служить эколого-генетическим маркером исторических связей и путей расселения желтогорлых мышей на Евразийском континенте. Можно выделить как бы два пути, вдоль которых отмечаются близкие процентные показатели анализируемой формы

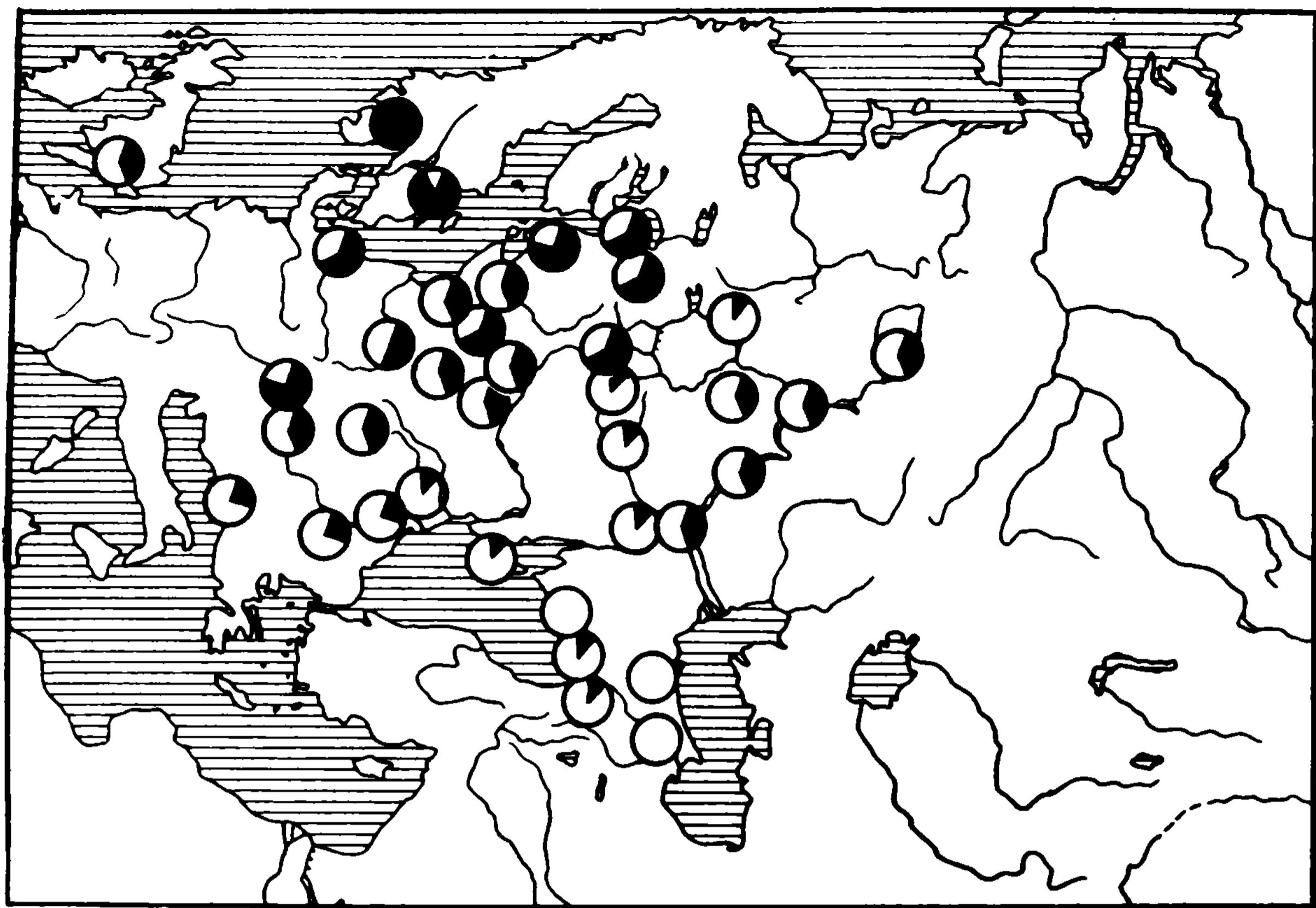


Рис. 2. Частота грудных пятен типа «ошейника» в популяциях желтогорлой мыши в Европе

Окрашенный сектор круга — % зверьков с «ошейником»

грудного пятна: 1) Норвегия, Швеция, Финляндия, Ленинградская, Новгородская, Калининская области до Башкирии; 2) Норвегия, Швеция, Дания, Австрия до Балкан. Иными словами, можно предположить, что главные пути заселения желтогорлыми мышами в послеледниковый период территории Южной Скандии были: северо-западный через Финляндию и центральноевропейский через Ютландский полуостров по сухопутному мосту на месте Датского пролива.

Интересен обнаруженный нами факт различной частоты встречаемости грудного пятна типа «ошейника» в популяциях желтогорлых мышей на северном и южном макросклонах Кавказа: на северном макросклоне пятно указанного типа практически не встречается, тогда как в районе южного макросклона частота встречаемости такой формы пятна достигала 8,8%. Очень близка к этой величине частота встречаемости «ошейника» у желтогорлых мышей Крыма — 11,2%. Если двигаться далее на запад вдоль горных хребтов Балкан, можно наблюдать увеличение частоты встречаемости «ошейника» до 19—30%, далее на юг Балканского полуострова наблюдается тенденция к еще большему увеличению процента этой формы пятна. Вероятно, эти данные свидетельствуют в пользу автохтонного развития желтогорлых мышей на юге своего ареала и южного обмена между популяциями Кавказа, Крыма и Балкан. На автохтон-

ность крымской популяции желтогорлых мышей указывает, в частности, Н. И. Ларина (1961). Этот обмен, по-видимому, усиливался в период ледниковых эпох, особенно в период днепровского оледенения. Вероятно, в периоды понижения уровня Мирового океана и установления сухопутного моста на месте Босфора желтогорлые мыши смогли из Балканского рефугиума заселять южный макросклон Кавказа по северному и южному побережьям Черного моря (Малая Азия), так как оледенения на самом Кавказе вряд ли позволяли осуществлять обмен между популяциями северного и южного макросклонов. Таким образом, накопление данных по распространению частоты встречаемости той или иной формы грудного пятна в популяциях у желтогорлых мышей может быть одним из способов восстановления истории ареала, путей расселения и микрофилогенеза вида в целом.

У лесных мышей (*Apodemus sylvaticus*) грудное пятно чаще встречается в виде полосы, овала (см. рис. 1, а) площадью 10—50 мм². Например, в Армении (1983 г.) грудное пятно было обнаружено у 87,5% зверьков, причем преобладающей была форма пятна в виде продольной полосы (57,1%), пятно в форме треугольника имели 38,1%, а в форме овала — 4,8% мышей (Кузнецов, 1985, 1986). У *Apodemus microps* и *Apodemus speciosus* грудное пятно имеет вид мазка, овала и полосы (прямоугольника). Надо полагать, что соотношение форм грудного пятна в популяции мышей может меняться в зависимости от фазы популяционного цикла, хотя характер проявления преобладающих форм грудного пятна в различных географических популяциях должен быть относительно постоянен.

О возрастной и половой изменчивости грудного пятна

У желтогорлых мышей тульских засек нами не обнаружено четкой зависимости размера грудного пятна от массы тела. Крупные мыши (50—60 г) могли иметь небольшие пятна (7 мм²), а у мышей со средним весом (30—35 г) площадь грудного пятна достигала 300 мм². Не наблюдалось больших различий по площади пятна между самцами и самками (Кузнецов, 1985). У молодых зверьков пятно окрашено менее интенсивно (1—2 балла), чем у взрослых особей (2—5 баллов).

Для лесных мышей Хосровского заповедника (Армения) 1400—1500 м н. у. м. нами получены следующие данные: средний размер грудного пятна у молодых самок был 36,7 мм² ($n=7$), а у молодых самцов — 29,4 мм² ($n=5$), тогда как у взрослых самок — 45,5 мм² ($n=25$), а у взрослых самцов — 48,7 мм² ($n=25$). Таким образом, размер грудного пятна у молодых зверьков меньше, чем у взрослых, а у взрослых зверьков имелись лишь незначительные различия в размерах пятна для самцов и самок. Относительная интенсивность (в баллах) грудного

пятна изменялась примерно в той же закономерности: у молодых самцов — 2, самок — 1,9; у взрослых самцов — 2,5, самок — 2,8. Имеющиеся материалы свидетельствуют, что возрастная и половая изменчивость грудного пятна как у желтогорлых, так и у лесных мышей выражена незначительно. То же можно сказать и в отношении частоты проявления признака грудного пятна в популяциях лесных мышей. Например, в Тебердинском заповеднике относительное количество особей с грудным пятном среди молодых и полувзрослых было $16,4 \pm 1,9\%$, а среди взрослых — $23 \pm 2,9\%$, у самцов — $20,3 \pm 2,3\%$, а у самок — $17,3 \pm 2,3\%$ (Тарасов, 1983).

О сезонной изменчивости грудного пятна

В горах северо-западного Кавказа у лесных мышей установлены достоверные различия в частоте встречаемости грудного пятна в разные сезоны. Осенью грудное пятно встречается чаще ($21,2 \pm 2,1\%$), чем весной ($14,1 \pm 2,5\%$), что, возможно, связано с большей плотностью в этот период популяций лесной мыши и соответственно большей вероятностью проявления этого признака при имеющей место у мышей полигамии (Тарасов, 1983).

У желтогорлых мышей Средне-Русской возвышенности отмечены незначительные сезонные различия в размерах грудного пятна и его окраски. Летом средняя площадь грудного пятна и средняя интенсивность окраски составили у самцов ($n=85$) 77 мм^2 и 2,0 балла, у самок ($n=41$) $82,4 \text{ мм}^2$ и 2,1 балла. Соответственно осенью у самцов ($n=48$) $80,4 \text{ мм}^2$ и 2,5 балла и у самок ($n=68$) $74,2 \text{ мм}^2$ и 2,45 балла. По нашим наблюдениям, в зимнее время заметно увеличивается интенсивность окраски как грудного пятна, так и зверька в целом. Таким образом, в холодный период года у желтогорлых и лесных мышей несколько увеличиваются относительная интенсивность окраски грудного пятна и частота ее проявления в популяциях.

Географическая изменчивость грудного пятна

Общая характеристика географической изменчивости грудного пятна у желтогорлых мышей дана Н. И. Лариной (1961), которая, дополнив исследования Урсин (Ursin, 1956) и Рейнвальд (Reinwald, 1958), показала, что северо-западные и северо-восточные окраины ареала этого вида заняты популяциями с наиболее развитым грудным пятном.

Проведенный нами более полный анализ ($n=2230$) географической изменчивости размера грудного пятна у желтогорлых мышей показал, что обнаруженная Н. И. Лариной (1961) общая тенденция к уменьшению размера пятна при движении с севера на юг отчетливо сохраняется. Можно отметить, что концентрация мышей с небольшим грудным пятном ($< 100 \text{ мм}^2$) в популяциях значительно выше на юге, чем соответствующая концен-

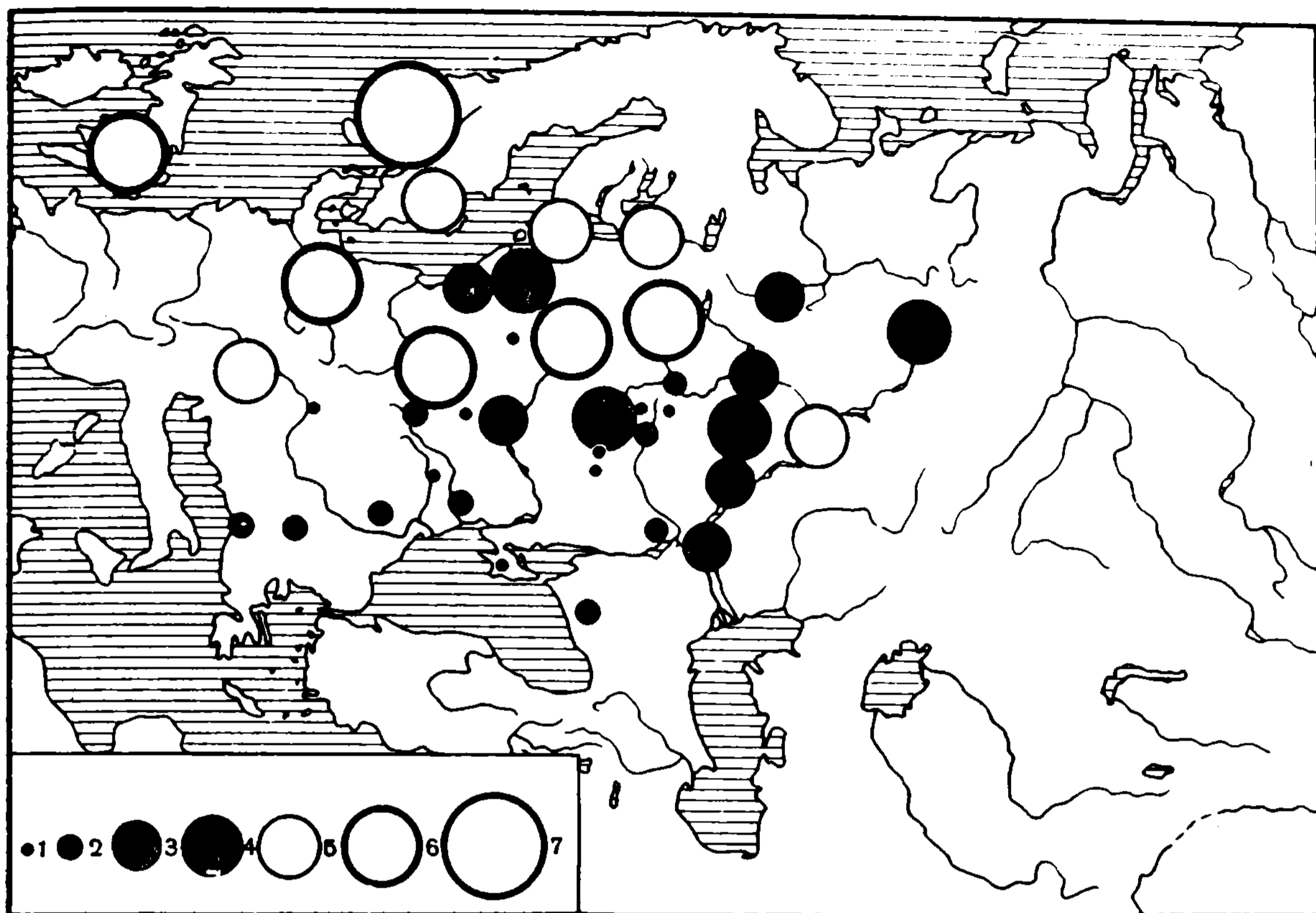


Рис. 3. Географическая изменчивость размеров грудного пятна у желтогорлых мышей

Диаметр кружка — площадь грудного пятна в мм²:

1 — 50—70; 2 — 75—85; 3 — 85—100; 4 — 100—125; 5 — 125—135; 6 — 145—180; 7 — 300—400

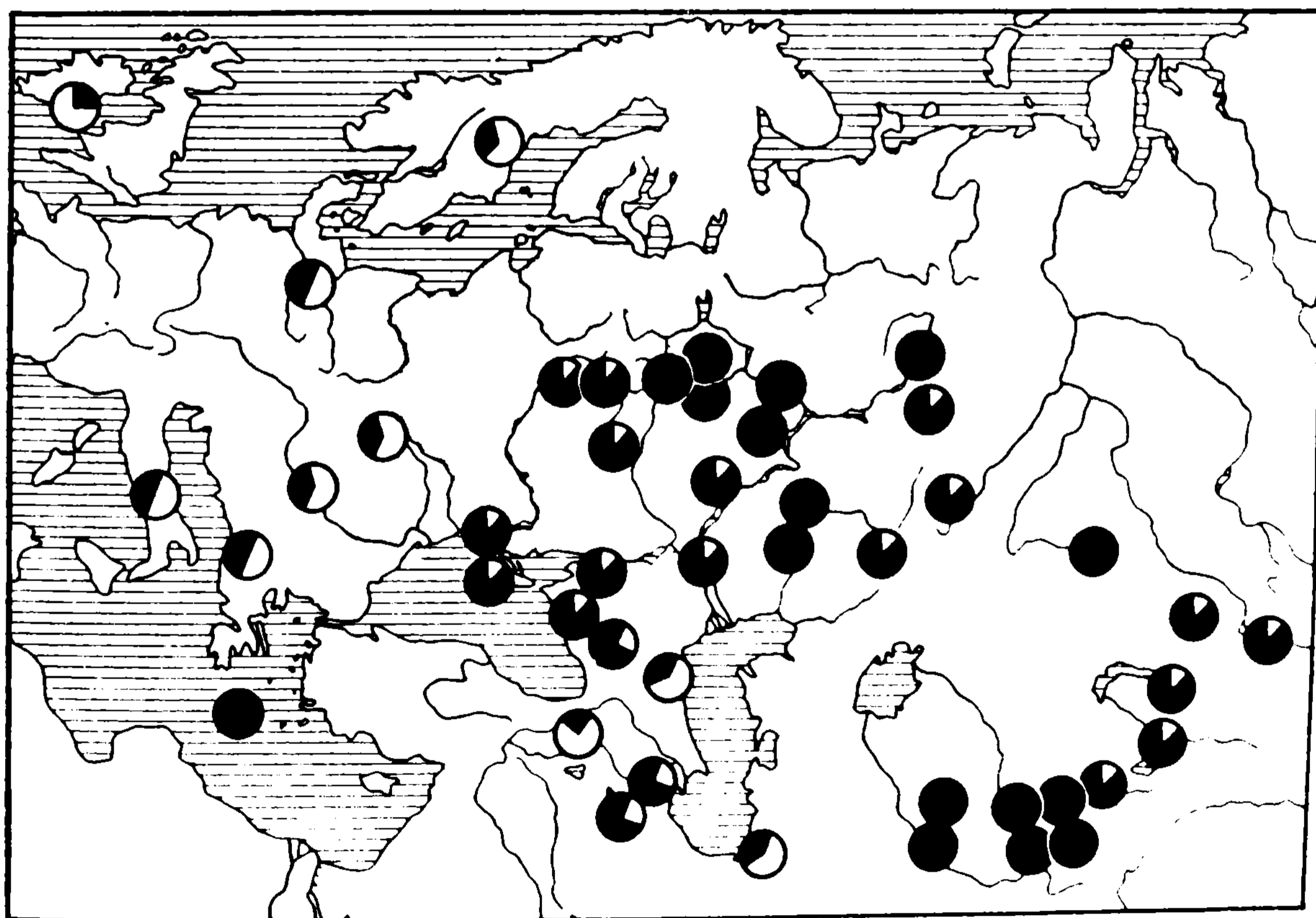


Рис. 4. Частота встречаемости грудного пятна в популяциях лесной мыши Евразии

Мыши без пятна — черные кружки; неокрашенная часть — % зверьков с пятном

трация для мышей с крупным пятном ($>100 \text{ мм}^2$) на севере ареала. По мере продвижения на юг закономерно увеличивается число зверьков с минимальными размерами пятен ($20\text{—}60 \text{ мм}^2$) и уменьшается число зверьков с более крупными пятнами (рис. 3), т. е. в южных популяциях желтогорлой мыши естественный отбор может элиминировать особей с крупными пятнами.

Нами не выявлена клинальная изменчивость грудного пятна с запада на восток. Так, имеют практически одинаковый размер желтогорлые мыши в популяциях из Швеции (132 мм^2) и Куйбышевской обл. (131 мм^2), из ГДР (149 мм^2) и Калининской обл. (147 мм^2), из Прибалтики (126 мм^2), Ленинградской области (126 мм^2) и Мордовского заповедника (124 мм^2), из Калининградской области (97 мм^2) и Волгоградской области (97 мм^2). Эти данные, в частности, свидетельствуют о том, что отдельными факторами, например особенностями климата, нельзя объяснить размеры грудных пятен. Так, в Скандинавии и в Башкирии, резко различающихся особенностями климата (атлантический в Норвегии и континентальный в Башкирии), желтогорлые мыши, как видно из приведенного выше, имеют крупные грудные пятна.

У лесных мышей ($n=10\,018$) грудное пятно наиболее часто встречается в популяциях, населяющих горные районы Западной Европы ($30\text{—}80\%$), Кавказ ($10\text{—}60\%$), Закавказье ($17\text{—}90\%$), Копет-Даг (60%) и Южный Урал (до 15%). Напротив, для большинства популяций лесных мышей, населяющих горы Тянь-Шаня, Памира, Тарбагатая, Алтая, европейскую часть СССР и Сибирь, частота встречаемости зверьков с грудным пятном низка ($0\text{—}8\%$) (рис. 4) (Ларина, 1958; Кузнецов, 1986). В отличие от желтогорлых мышей площадь пятна у лесных мышей изменяется в незначительных пределах в среднем от 10 до 80 мм^2 , причем наибольшие значения площади регистрируются в популяциях на юге (Кавказ, Крым, Балканы), а также в западной части (Центральная и Северная Европа) ареала.

Можно предположить, что географическая изменчивость грудного пятна определяется целым комплексом факторов, в том числе историческими (динамика палеогеографических процессов, в частности смещение климатических зон в четвертичном периоде) и эколого-генетическими.

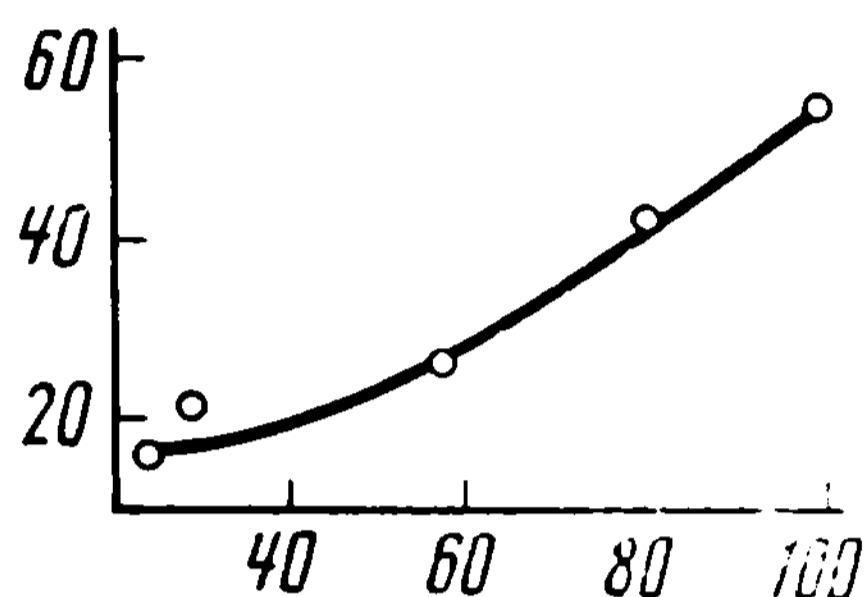
О биотопической изменчивости и функциональном значении грудного пятна

В Закавказье нами была прослежена связь размеров грудного пятна у лесных мышей с биотопом. Оказалось, что в более закрытых биотопах (густозаросший кустарник, дно ущелья) площадь пятна в 1,5—2 раза меньше по сравнению с разреженными арчевниками (Кузнецов, 1986). Из рис. 5 видно, что по мере увеличения «открытости» биотопа в популяции лесных мышей увеличивается доля зверьков с грудным пятном. Наимень-

шая площадь грудного пятна (в целом для всех зверьков) зарегистрирована у лесных мышей нагорной дубравы (1700—1900 м н. у. м., сомкнутость крон 0,6—0,7), а наибольшая площадь грудного пятна у лесных мышей — в открытой местности можжевелового редколесья (колючеподушечник по щебнистой осыпи с низкорослыми кустарниками и редко стоящими дикими грушами и миндалем, 1650—1700 м н. у. м). Аналогичным образом изменяется и интенсивность окраски грудного пятна. С этим согласуются и данные И. Е. Моргилевской (1974), показавшей, что грудное пятно различной формы и размеров, как правило, боль-

Рис. 5. Биотопическая изменчивость размера грудных пятен у лесных мышей Хосровского заповедника (Армения)

По ординате — размер грудного пятна в мм², по абсциссе — открытость биотопа в %. За 100% принята наиболее открытая местность — колючеподушечник, дубрава соответствует 20% открытости



ше развито у лесных мышей безлесных областей Большого Кавказа. На северо-западном Кавказе большой процент зверьков с грудным пятном отмечается в биотопах южной экспозиции (Тарасов, 1983), наиболее обеспеченных солнечной радиацией. В Кабардино-Балкарии в зависимости от ландшафтных условий в популяциях лесных мышей также меняется количество зверьков (в процентах) с грудным пятном, снижаясь по мере подъема в горы (Темботов, Шхашамишев, 1984), где лесная мышь обычно заселяет субальпийский пояс с густой травянистой растительностью и криволесьем.

Можно предположить, что грудное пятно у мышей используется для ближней сигнализации при поддержании социальных связей (семейных, видовых, при размножении и сборе корма) и его наличие, вероятно, будет определяться более подходящими экологическими условиями для демонстрации этого признака. Мы считаем, что появление грудного пятна связано с такими условиями солнечной и лунной освещенности в биотопе, когда животные могут видеть и оценивать цветовой и геометрический «сигнал» грудного пятна (Кузнецов, 1986). Форма и окраска других частей тела (горла, головы, хвоста и т. д.) млекопитающих также, видимо, может рассматриваться в качестве аналогичных сигналов, имеющих определенную функциональную нагрузку при межвидовых и внутривидовых отношениях, что наглядно показано на примере китообразных (Эванс, Яблоков, 1983).

Подтверждением точки зрения об экологических связях в появлении грудного пятна у желтогорлых и лесных мышей могут служить данные Н. Н. Калабухова (1938). Согласно его данным, средняя величина предпочитаемой освещенности для Аро-

demus sylvaticus равна 32 лк, тогда как для *Apodemus flavicollis* — 114,2 лк, т. е. в 3,5 раза большей. Предпочитание темной половины прибора выражено у лесных мышей почти в 22 раза больше, чем у желтогорлых мышей. Таким образом, рассматриваемые виды мышей резко различаются по своей реакции на яркость освещения.

Возможно, обнаруженные нами большие значения средней площади грудного пятна для желтогорлых мышей (60—400 мм²) в отличие от лесных мышей (10—80 мм²) связаны с различным отношением этих двух видов к освещенности.

Следует отметить противоположную тенденцию к изменению размера пятен с севера на юг у желтогорлых и лесных мышей, т. е. на юге ареала (Кавказ, Крым, Балканы) происходит как бы сближение признака грудного пятна у желтогорлых и лесных мышей: у желтогорлых оно уменьшается, а у лесных увеличивается¹. Очевидно, здесь мы имеем дело со сложным эколого-генетическим процессом формирования фенооблика названных видов. С позиции экологических факторов можно принять, что по мере продвижения на юг у желтогорлых и лесных мышей происходит как бы сближение в размерах, в использовании местобитаний, в увеличении доли дневной активности и т. д. Поэтому можно предположить, что интрогрессивная гибридизация является одной из причин изменения и сближения грудного пятна и других морфологических, экологических и этологических признаков у желтогорлых и лесных мышей. Во всяком случае еще В. Г. Гептнер (1940), а затем Н. И. Ларина (1961) считали, что «переходные» формы между *Apodemus sylvaticus* и *Apodemus flavicollis* представляют собой помеси и что в результате вторичной гибридизации размеры обоих видов сближаются.

Межвидовые отношения у мышей выступают в качестве одного из факторов, регулирующих использование биотопов. Там, где доминирует лесная мышь, она более эффективно использует лесной биотоп, в том числе древесный верхний ярус, и, напротив, при доминировании желтогорлой мыши лесная мышь обитает преимущественно на поверхности почвы (Тарасов и др., 1983). Отсюда следует, что изучение взаимоотношений желтогорлой и лесной мышей в различных экологических условиях представляет исключительный интерес для выяснения аспектов интрогрессивной гибридизации и соответственно систематических статусов этих видов в различных географических областях.

Поведенческие реакции рассматриваемых видов должны играть важную роль в поддержании адаптивной функции грудного пятна. Добавим, что эффект любой формы покровительствен-

¹ Вслед за А. Н. Аргиропуло (1940), считая *Apodemus sylvaticus* и *Apodemus flavicollis* самостоятельными видами, в данной статье мы не рассматриваем таксономические трудности определения этих видов в зоне их совместного обитания на юге ареала. Сошлемся на авторитет И. М. Громова (1963), который справедливо полагает, что эта проблема может быть решена только в результате экспериментально-генетических исследований.

ной окраски повышается именно в сочетании ее с соответствующим поведением. По-видимому, у желтогорлых мышей с более развитым грудным пятном поведение выполняет активную роль в поддержании функционирования данного признака в условиях широколиственных формаций Европы, за пределы которых желтогорлая мышь, как правило, не выходит. Напротив, лесная мышь освоила не только лесные территории, но и безлесные биотопы горных систем Закавказья, Копет-Дага, Тянь-Шаня и др. Дифференцированное использование биотопов упомянутыми видами стало возможным за счет их межвидовых различий в реакции на освещенность (Калабухов, 1938), в особенностях суточного ритма активности (Соколов, Кузнецов, 1978), в различной степени агрессивности и т. д. Грудное пятно как признак, изменяющийся географически и биотопически, свидетельствует в пользу его функционально-адаптивного значения. Иными словами, этот признак-маркер отражает характер биотопической и географической дифференциации популяций желтогорлой и лесной мышей.

Настоящую работу следует рассматривать лишь как предварительный этап в изучении феномена грудного пятна у мышей рода *Apodemus*. Дальнейшая количественная обработка материала, вероятно, позволит выявить интересные особенности как межвидовых отношений *Apodemus flavicollis* и *Apodemus sylvaticus*, так и дифференциацию популяций у названных видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аргиропуло А. И. Сем. Muridae — Мыши. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 170 с. (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3, вып. 5).
- Гептнер В. Г. Лесные мыши Крыма: (К вопросу о систематических и биологических взаимоотношениях близких видов)//Тр. Крым. заповедника. 1940. Т. 2. С. 251—285.
- Громов И. М. Отряд грызуны//Млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 1. С. 244—638.
- Ерофеева С. Н. Сравнительный анализ морфологических особенностей популяций лесных и желтогорлых мышей (*Apodemus sylvaticus* L. и *A. taugicus* Pull.) Азербайджана//Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Азербайджана. Баку: Элм, 1975. С. 34—62.
- Калабухов Н. И. Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. I. Особенности реакции лесных мышей (*Apodemus sylvaticus* L. и *A. flavicollis* Melch) и сусликов (*Citellus pygmaeus* Pull. и *C. suslicus* Gueld) на интенсивность освещения//Зоол. журн. 1938. Т. 17, вып. 3. С. 521—532.
- Кузнецов Г. В. Размер и форма грудного пятна у грызунов на примере родов *Apodemus* и *Rattus*//Материалы III Всесоюз. совещ. Саратов, 7—8 марта 1985 г. М., 1985. С. 225—226.
- Кузнецов Г. В. Грудное пятно млекопитающих: проявление, форма и возможное значение//IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 2. С. 67—68.
- Ларина Н. И. К вопросу о диагностике близких видов — лесной и желтогорлой мышей//Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 11. С. 1719—1732.
- Ларина Н. И. О постоянстве границ видов и эволюционном значении межвидовых отношений: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1961. 306 с.
- Маштак С. А. Изменчивость и характер наследования белой пятнистости

- волосяного покрова у разводимых норок: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1975. 30 с.
- Морилевская И. Е. Морфологическая характеристика *Apodemus sylvaticus* L. (Rodentia) в Грузии//I Междунар. териол. конгресс: Реф. докл. М., 1974. Т. 2. С. 48—49.
- Пономарев А. Л. Об изменчивости и наследовании окраски и расцветки у соболя (*Martes zibellina*)//Зоол. журн. 1938. Т. 17, вып. 3. С. 482—504.
- Соколов В. Е., Кузнецов Г. В. Суточные ритмы активности млекопитающих: Цитологические и экологические аспекты. М.: Наука, 1978. 264 с.
- Тарасов М. А. Фенетическая разнокачественность популяций лесной мыши по вариации грудного пятна в горах Северо-Западного Кавказа//Физиологическая и популяционная экология. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1983. С. 139—140.
- Тарасов М. А., Филянина Р. М., Соболева Л. М., Иванченко Г. А. Использование мелкими грызунами верхних ярусов лесных биотопов//Грызуны. Л., 1983. С. 452—454.
- Темботов А. К., Шхашамишев Х. Х. Животный мир Кабардино-Балкарии. Нальчик: Эльбрус, 1984. 192 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Микроэволюция: Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. М.: Знание, 1974. 63 с.
- Эванс В., Яблоков А. В. Изменчивость окраски китообразных: Новый подход к изучению окраски млекопитающих. М.: Наука, 1983. 136 с.
- Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 136 с.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк., 1975. 160 с.
- Mammal species of world: A taxonomic and geographic reference/Ed. J. H. Mammal, K. E. Kinman, J. W. Koepl. Lawrence (Kand.), 1982. 694 p.
- Reinwald E. Om större skogsmusens (*Apodemus flavicollis* Melch) färgmönster //Fauna och flora. 1958. N 1—2. P. 89—92.
- Ursin E. Geographical variation in *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia, Muridae) in Europe with special reference to Danish and Latvian populations//Kobenhavn. Biol. skr. Dan. vid. Selsk. 1956. Vol. 8, N 4. P. 204—218.

УДК 575.17

О ВЫДЕЛЕНИИ ФЕНОВ РАЗЛИЧНОГО МАСШТАБА В ПОПУЛЯЦИЯХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ (на примере двух видов рода *Larix*)

Л. И. МИЛЮТИН

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, Красноярск

Дендрологи и лесные селекционеры накопили в настоящее время обширные материалы о десятках и сотнях признаков видов древесных растений, прежде всего лесообразующих пород. Генетическая обусловленность этих признаков в подавляющем большинстве случаев неясна, и поэтому выделение внутривидовых форм по особенностям кроны, листьев (хвои), коры, корки и т. д. нередко не имеет достаточно убедительного обоснования.

Необходимы новые подходы к изучению популяций древесных растений. Среди этих подходов одно из важнейших мест занимает использование методов фенетики популяций. Не случаен

поэтому интерес дендрологов и лесоводов к данным методам, что нашло отражение, например, в том, что в материалах III Всесоюзного совещания по фенетике популяций (Саратов, 1985 г.) более $\frac{2}{3}$ от количества докладов по вопросам фенетики растений посвящены древесным растениям.

Наиболее сложной и важной, на наш взгляд, задачей фенетических исследований популяций древесных растений является выявление фенов. Среди огромного множества признаков предстоит выделить элементарные дискретные признаки, которые могут служить маркерами для особи, популяции, внутривидовых таксонов и, наконец, вида. Одной из основных задач при этом, как справедливо отметил А. В. Яблоков (1982), является выделение фенов разного «масштаба», или уровня, по отношению к маркируемым этими фенами группировкам живых организмов.

К сожалению, в большинстве фенетических исследований древесных растений при описании фенов не указывается, какие группировки маркируют эти фены. Отсутствие таких указаний, конечно, в значительной мере обесценивает результаты исследований.

Иногда в одной совокупности описываются фены различного масштаба, что, безусловно, затрудняет их использование. Например, М. П. Абатурова (1978) в содержательной и интересной работе описала фены ели обыкновенной по форме края семенных чешуй шишек. Однако в числе выделенных фенов гладкий округлый край семенной чешуи (форма «biloba») является маркером вида (по мнению некоторых исследователей — подвида), а раздвоенный (форма «biloba») и зазубренный (форма «inter-medial») край семенной чешуи — маркерами внутривидовых таксонов. Не ясен масштаб фенов пихты кавказской и бука восточного в обширных фенетических исследованиях М. В. Придни (1975, 1977, 1986) и др.

Наиболее просто в большинстве случаев проводится выделение фенов-маркеров вида, так как видовые диагностические признаки детально и тщательно описаны систематиками. Однако нередки случаи, когда виды выделяются лишь по количественным признакам, причем даже дискретности в значениях этих признаков не наблюдается. Это лиственница Каяндера, некоторые виды дуба и др. В этих случаях выявление фенов и на видовом уровне — сложная, но необходимая задача.

Самой трудной задачей, на наш взгляд, является выделение фенов, маркирующих отдельную особь. Лучше всего выполняют эту задачу биохимические спектры, однако у древесных растений, особенно у хвойных, они с большим основанием играют роль не фенетических, а генетических маркеров (Алтухов и др., 1986; и др.). Что же касается морфологических признаков, то нам не известны примеры того, чтобы какой-либо из этих признаков использовался в качестве маркера отдельной особи (за исключением редких признаков, проявляющихся у мутантов).

Для характеристики особи перспективно, по-видимому, использование не отдельных морфологических признаков, а их сочетания в том или ином фенотипе. При этом чем большее число признаков взято для характеристики фенотипа, тем уникальнее их сочетание у отдельной особи.

Такой метод давно используется в лесной селекции. Широко известно, например, исследование различных сочетаний морфологических признаков для характеристики особей ели европейской (Prihäusser, 1958). Удачно использовал этот прием при изучении популяций восточного бука М. В. Придня (1986).

Достаточно сложен вопрос о фенах-маркерах популяций. Конечно, заманчиво было бы найти такие признаки, которые являлись бы специфичными для одной популяции и отсутствовали в другой. К сожалению, такие случаи, по крайней мере для популяций древесных растений, достаточно редки. Поэтому в качестве маркера популяций приходится чаще всего использовать не просто наличие или отсутствие какого-либо фена, а его встречаемость в популяции. Такой подход, кстати, помогает достаточно надежно характеризовать не только популяцию, но и внутривидовые таксоны, а также близкородственные трудноразличимые виды (Милютин, 1973).

По-видимому, заслуживает внимания использование в качестве маркеров комплекса фенов, что особенно перспективно при применении методов многомерного анализа (Кравцов, Милютин, 1985; Кравцов, Хлебопрос, 1985).

В наших исследованиях популяций лиственниц Сибири была предпринята попытка не только выявить фены-маркеры, но и определить масштабы этих фенов, уровни маркируемых данными признаками объектов. Были изучены 234 популяции лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), лиственницы даурской (*Larix gmelinii* Rupr.) и гибридного комплекса указанных видов — лиственницы Чекановского (*Larix czekanowskii* Szaf.).

Наиболее детально (по 14 морфологическим признакам) изучены 72 популяции, причем в некоторых из них изучалось большее число морфологических признаков, а также использовались кариологические, анатомические и физиолого-биохимические признаки. В целом можно сказать, что проводились сравнительные фенетические исследования популяций двух видов в зоне контакта их ареалов и популяций гибридного комплекса этих видов. Некоторые результаты данных исследований опубликованы ранее (Круклис, Милютин, 1977; Милютин, 1982, 1983; и др.).

Исследования популяций лиственницы показали, что в границах определенного географического района локальные экологические условия не влияют на изменчивость таких признаков лиственницы, как средняя форма шишек, структура популяций по опушенности и типу поверхности семенных чешуй и по опушенности побегов. Эти признаки могут характеризовать климатические или географические популяции (по: Наумов, 1966) листвен-

венницы независимо от условий произрастания отдельных насаждений.

Такие признаки, как размеры шишек, среднее число хвоинок в пучке, структура популяций по форме края семенных чешуй шишек и по окраске молодых побегов также могут характеризовать климатипы лиственницы, но только в том случае, когда эти климатипы представлены популяциями, занимающими сходные экологические ниши.

Для иллюстрации указанных положений можно привести два примера. В районе г. Закаменска (Бурятская АССР) были изучены две популяции сибирской лиственницы, расположенные в 1,5 км одна от другой: первая — в пойме реки, вторая — на крутом каменистом горном склоне. У этих резко различающихся экологически популяций практически совпали средняя форма шишек (отношение ширины шишки к ее длине), а также структура популяций по опушенности и типу поверхности семенных чешуй шишек и по опушенности побегов (таблица, А).

Остальные изученные показатели — размеры шишек, длина хвои и число хвоинок в пучке, структура популяций по цвету шишек, форма края семенной чешуи, окраска побегов у «горной» и «пойменной» популяций — заметно различались.

В другом районе (пос. Большое Голоустное, юго-западное побережье Байкала) также были изучены две близкорасположенные популяции, находящиеся в сходных экологических условиях (лиственничники разнотравные на склонах южной экспозиции). При сравнении этих популяций совпали средние длина, ширина, и форма шишек, число хвоинок в пучке, структура популяций по опушенности, форме края и типу поверхности семенных чешуй шишек, окраске и опушенности побегов (см. таблицу, Б). Все эти показатели, за исключением среднего числа хвоинок в пучке и структуры популяций по опушенности семенных чешуй шишек, оказались сходными и в популяциях лиственницы Чекановского, расположенных в близких экологических условиях в районе пос. Алтан (Читинская обл.). Кроме того, здесь были приблизительно одинаковыми и средние значения числа чешуй в шишке.

Аналогичные результаты получены и при изучении других популяций. Ни в одном районе, например, не обнаружено сходства популяций по встречаемости деревьев с тем или иным цветом шишек. В то же время этот признак может быть специфичным для вида или для крупных внутривидовых таксонов. Как уже отмечалось (Милютин, 1973, 1982), в насаждениях сибирской лиственницы преобладают красношишечные особи, которые в краевых популяциях этого вида в зоне контакта с ареалом лиственницы даурской составляют свыше 90% всех деревьев. Зеленошишечные особи встречаются очень редко, а в 9 популяциях они вообще не обнаружены. Деревья с шишками, имеющими чешую желтой окраски, в популяциях сибирской лиственницы не встречаются.

**Морфологические показатели двух популяции сибирской лиственницы,
резко различающихся по условиям произрастания (окрестности г. Закаменска
Бурятской АССР) (А) и села Б. Голоустное (Б)**

Условия произрастания	Средняя длина шишки, мм	Средняя ширина шишки, мм	Средняя форма шишки	Средняя длина хвои, мм	Среднее число хвоинок в пучке
А					
Пойма реки	$24,8 \pm 0,53$	$19,0 \pm 0,40$	$0,78 \pm 0,0001$	$24,8 \pm 0,60$	$27,0 \pm 0,77$
Крутой каменистый склон	$21,4 \pm 0,43$	$16,0 \pm 0,32$	$0,77 \pm 0,005$	$26,0 \pm 0,54$	$29,0 \pm 0,66$
Б					
Популяция-1	$22,8 \pm 0,31$	$15,1 \pm 0,25$	$0,66 \pm 0,009$	$24,6 \pm 0,51$	$29 \pm 0,69$
Популяция-2	$21,6 \pm 0,37$	$15,2 \pm 0,32$	$0,70 \pm 0,011$	$27,4 \pm 0,77$	$28 \pm 0,72$

Для даурской лиственницы характерно меньшее участие в составе популяций красношишечных особей, хотя такие особи отмечены во всех изученных популяциях. И наоборот, зеленошишечные деревья наблюдаются значительно чаще, особенно в зоне контакта с ареалом сибирской лиственницы (до 34%). В некоторых районах, в частности в горах Путорана, по данным В. Б. Куваева (1980), краевые популяции даурской лиственницы характеризуются преобладанием зеленошишечных деревьев. В 11 популяциях даурской лиственницы выделены деревья с шишками, имеющими чешуи либо чисто желтого либо с примесью желтого цвета.

В гибридных популяциях лиственницы Чекановского красношишечных деревьев больше, чем у даурской, и меньше, чем у сибирской; зеленошишечных, наоборот, меньше, чем у даурской, и больше, чем у сибирской лиственницы. Таким образом, по встречаемости данных форм лиственница Чекановского занимает промежуточное положение, причем наибольшая встречаемость зеленошишечных особей наблюдается в популяциях, близких к даурской лиственнице, а красношишечных — в популяциях, близких к сибирской лиственнице.

У некоторых видов хвойных, в частности у ели в европейской части СССР, выявлены географические закономерности распространения форм по цвету шишек (Милютин, 1963). У лиственниц сибирской и даурской такие закономерности проявляются главным образом в специфике структуры краевых популяций в зоне контакта ареалов и соответственно в видовой специфике. Можно считать, что частота встречаемости особей с той или иной окраской шишек является маркером контактирующих видов — лиственниц сибирской и даурской, и в первую очередь краевых популяций данных видов в зоне контакта их ареалов.

Не выявлены до настоящего времени морфологические маркеры для отдельного дерева лиственницы. Такие маркеры, по-видимому, как уже отмечалось выше, следует искать в сочетании

	Частота встречаемости, %				
	красношишеч- ные особи	особи с опу- шенными по- бегами	особи с тем- ными побега- ми	особи с сильно опущенными семенными чешуями	особи с округ- лыми семен- ными чешуями
91	10	75	100	86	100
72	13	63	100	100	100
31	38	44	100	100	100
53	33	43	100	100	100

определенных фенов у каждого фенотипа. Маркерами для отдельных деревьев лиственницы могут также служить биохимические фены, в частности изоэнзимные спектры таких, например, ферментов, как пероксидаза, эстераза, лейцинаминопептидаза (Ларионова, 1982, 1986).

Приведенные материалы показывают, по нашему мнению, необходимость расширения исследований, направленных на выявление фенов, маркирующих популяции и другие таксоны древесных растений, а также их отдельные фенотипы.

Несомненно, в ближайшем будущем возможна каталогизация фенетических признаков хвойных и некоторых других древесных растений. Необходимой и важнейшей частью такого каталога фенов должно явиться определение таксонов, маркируемых тем или иным феном.

ЛИТЕРАТУРА

- Абатурова М. П. Исследование элементарных признаков ели обыкновенной // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 87—98.
- Алтухов Ю. П., Крутовский К. В., Гафаров Н. И. и др. Аллозимный полиморфизм в природной популяции ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). Сообщ. 1. Системы полиморфизма и механизмы их генного контроля // Генетика. 1986. № 8. С. 2135—2151.
- Кравцов Б. А., Милютин Л. И. Анализ популяций с помощью многомерных методов // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 557—564.
- Кравцов Б. А., Хлебопрос Р. Г. Об использовании методов нумерической таксономии в фенетике популяций // Фенетика популяций: (Материалы III Всесоюз. совещ.). М., 1985. С. 17.
- Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 210 с.
- Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука, 1980. 264 с.
- Ларионова А. Я. Изменчивость электрофоретических спектров ферментов лиственницы сибирской и даурской: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1982. 23 с.

- Ларионова А. Я.* О таксономическом положении лиственницы Сукачева: (По данным анализа изоэнзимных спектров лейцинаминопептидазы и эстеразы)//Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений: (Тез. докл. III Всесоюз. совещ.). М., 1986. С. 85—87.
- Милютин Л. И.* Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1963. 20 с.
- Милютин Л. И.* Популяционная изменчивость как видовая характеристика древесных растений//Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии: (Тез. докл. совещ.). М., 1973. Вып. 3. С. 60—62.
- Милютин Л. И.* Исследования популяций лиственницы методами фенетики//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 255—260.
- Милютин Л. И.* Взаимоотношения и изменчивость близких видов древесных растений в зонах контакта их ареалов: (На примере лиственниц сибирской и даурской): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1983. 45 с.
- Наумов Н. П.* Вид и популяция//Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 481—498.
- Придня М. В.* О генотипической структуре популяций и семей кавказской пихты в Кавказском заповеднике//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 80, вып. 4.
- Придня М. В.* Фенотипический анализ популяций пихты Нордманна в Кавказском заповеднике//Лесоведение. 1977. № 6. С. 70—78.
- Придня М. В.* Эволюция популяций восточного бука в связи с развитием лесов на Западном Кавказе//Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47, № 5. С. 614—621.
- Яблоков А. В.* Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 3—14.
- Яблоков А. В.* Каталогизация фенетических признаков — цели и пути//Фенетика популяций: (Материалы III Всесоюз. совещ.). М., 1985. С. 43—45.
- Priehausser G.* Die Fichten — Variationen und — Kombinationen des Bayr. Waldes nach phanotypischen Merkmalen mit Bestimmungsschlüssel//Forstwissenschaftliches Centralblatt. 1958. Vol. 77. H. 5/6.

УДК 575.17

КАТАЛОГИЗАЦИЯ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ВАРИАЦИЙ ЧЕРЕПА И ОКРАСКИ КАЛАНА (*ENHYDRA LUTRIS*) СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

А. М. БУРДИН, М. К. МАМИНОВ

Камчатское отделение ТИНРО, Петропавловск-Камчатский
ТИНРО, Владивосток

В настоящее время ареал калана в СССР можно считать восстановленным. В связи с этим важное значение приобретает изучение закономерностей формирования популяционной структуры этого вида, особенностей расселения и источников возникновения новых группировок каланов в местах, где они отсутствовали длительное время.

Для исследования популяционной структуры калана в северо-западной части Тихого океана изучена коллекция его черепов (более 700 экз.) из различных обитающих в этом регионе группировок. Для выяснения ретроспективы изменчивости фенотипических признаков анализировались нижние челюсти каланов, найденные при раскопках ительменской стоянки на мысе Памятник (Кроноцкий залив), возраст которой определен в 320—360 лет.

Было установлено, что в северо-западной части Тихого океана обитают две самостоятельные популяции каланов: камчатская (ее ареал охватывает Северные Курилы) и командорская. Каждая популяция, в свою очередь, состоит из группировок каланов, обладающих определенным фенетическим своеобразием. Камчатская популяция представлена группировками каланов, обитающих на южной оконечности Камчатки и Северных Курилах (лопаткинская группировка) и в районе Кроноцкого залива (кроноцкая группировка). На Командорских островах также выделено две группировки каланов — молодая (о-в Беринга) и старая (о-в Медный).

Настоящая работа представляет собой каталог фенотипических признаков, выделенных нами на черепе каланов, а также типов окраски и топографического положения горлового пятна. Для фенетического анализа использовались только черепа и шкуры взрослых животных. При дальнейшем изучении этот каталог будет, очевидно, существенно расширен.

А. Фены нижней челюсти (рис. 1).

1. Форма заднего края *Processus coronoideus* (Prc):

Prc₁ — выпуклая, Prc₂ — прямая, Prc₃ — вогнутая.

2. Протяженность *Fossa masseterica* (Fosm):

Fosm₁ — не заходит за M₂, Fosm₂ — заходит за M₂, Fosm₃ — доходит до M₁.

3. Число *Foramen mentale* (Form). Встречены следующие комбинации (первая цифра — слева, вторая — справа): 2×2; 1×2; 2×1; 3×2; 2×3; 3×3; 1×3.

В. Фены черепа.

1. Форма нижнего края *Foramen occipitale magm.* (Forom):

Forom₁ — треугольная; Forom₂ — округлая; Forom₃ — трапецевидная, Forom₄ — сложной формы.

2. Форма *Processus mastoideus* (Prm): Prm₁ — вогнутая; Prm₂ — выпуклая.

3. Форма переднего края *Os nasale* (Osn): Osn₁ — округлая; Osn₂ — треугольная; Osn₃ — трапецевидная.

4. Форма заднего края *Os palatinum* (Osp): Osp₁ — с выемкой; Osp₂ — прямая; Osp₃ — с выступом.

5. Наличие или отсутствие добавочных околомышечковых отверстий (Font): Font₀ — отверстий нет; Font₁ — одно отверстие справа; Font₂ — одно отверстие слева; Font₃ — отверстия справа и слева.

6. Наличие или отсутствие передней части *Foramen lacerum* (Forl): Forl₀ — нет; Forl₁ — имеется справа; Forl₂ — имеется слева; Forl₃ — имеется с обеих сторон.

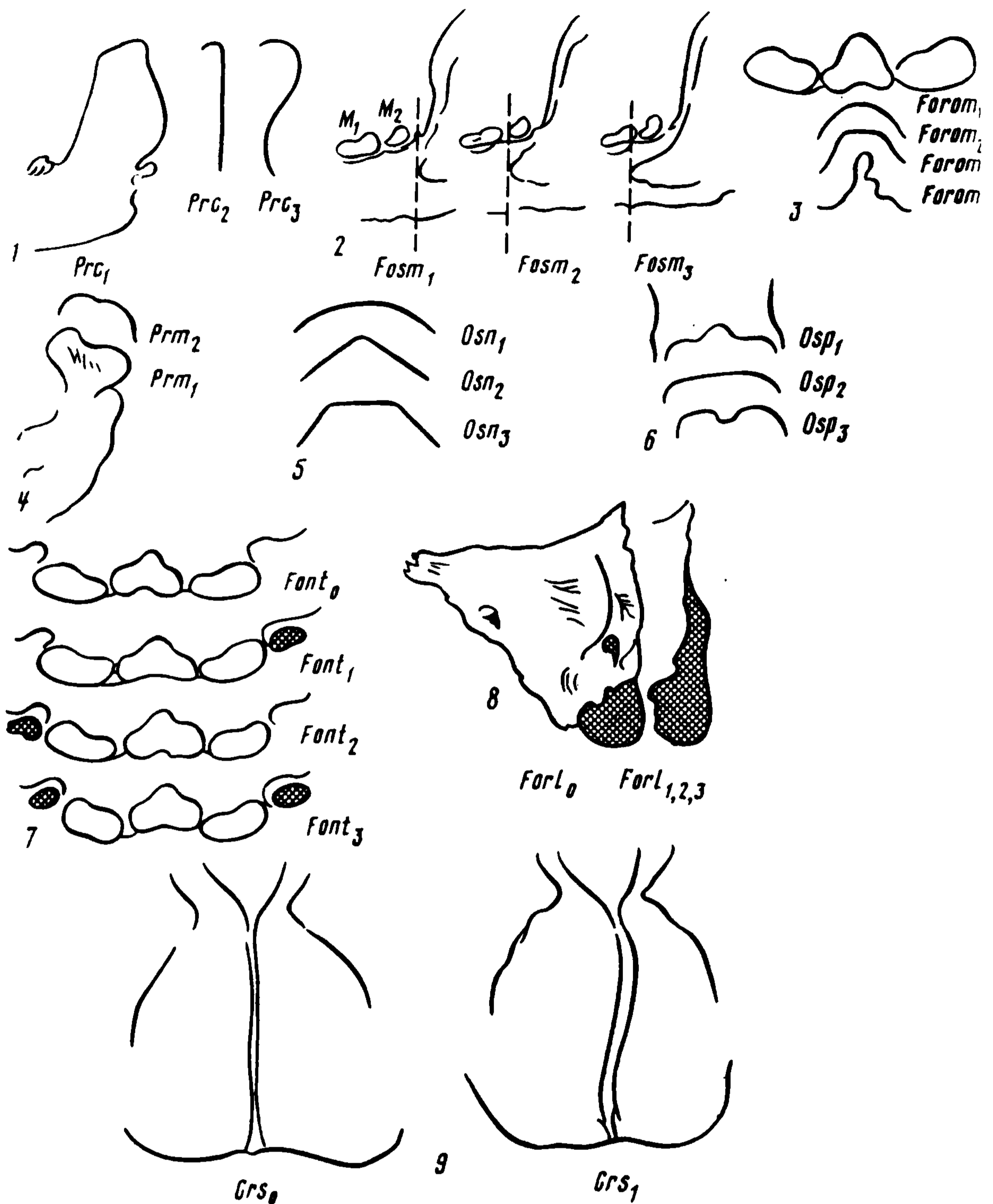


Рис. 1. Фенетические признаки черепа

1 — форма Pr. coronoideus; 2 — протяженность Fossa masseterica; 3 — форма нижнего края For. occipitale mag.; 4 — форма Pr. mastoides; 5 — форма переднего края Os nasale; 6 — форма заднего края Os palatinum; 7 — наличие или отсутствие фонтанелей; 8 — наличие или отсутствие For. lacerum; 9 — асимметрия Cr. sagittalis

7. Асимметрия Crista sagittalis — (Crs): Crs₀ — симметричный; Crs₁ — асимметричный.

8. Число больших нёбных отверстий (Forp). Отмечены комбинации (первая цифра — слева, вторая — справа): 1×1; 1×2; 2/1; 2/2; 3/1; 2×3.

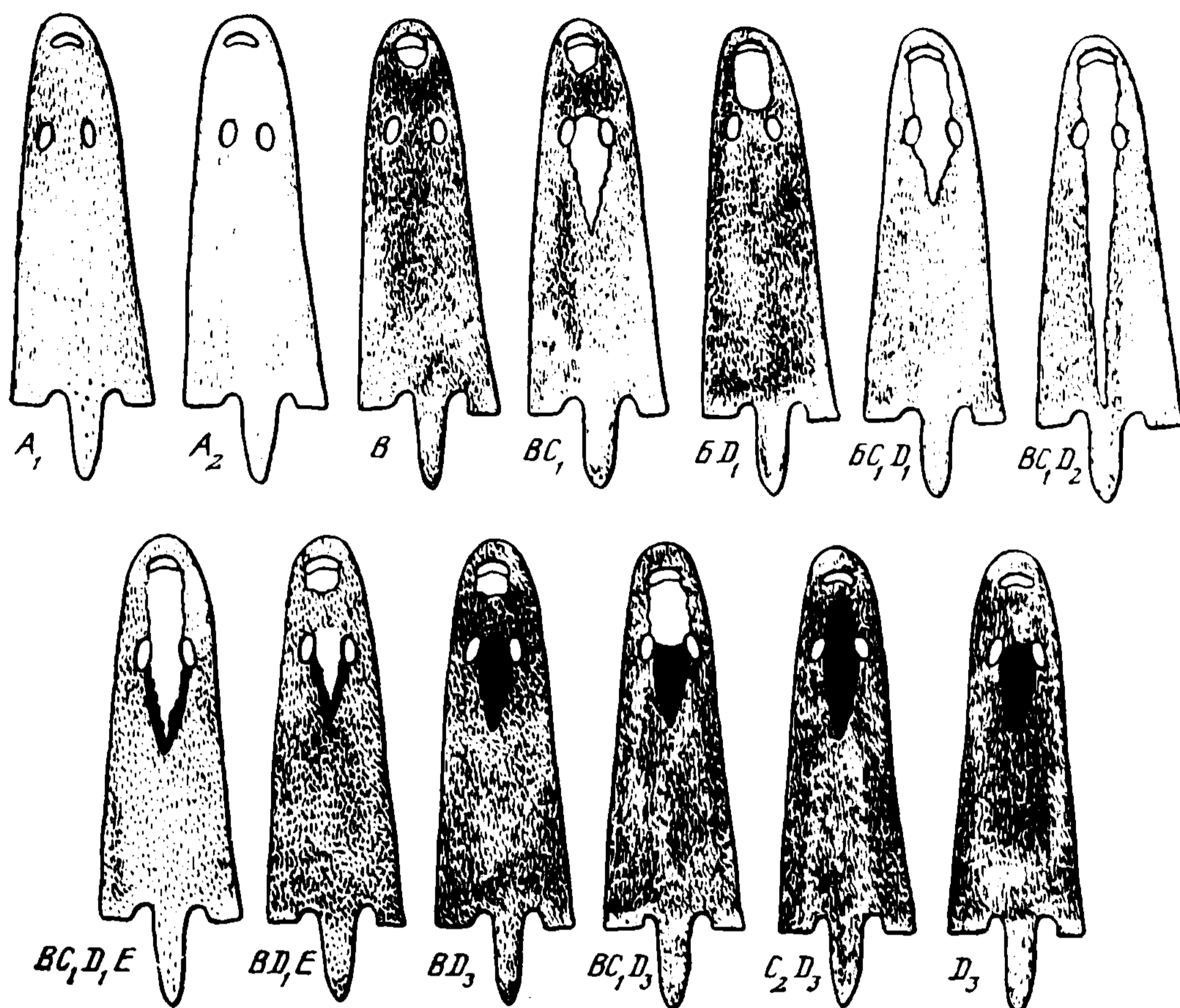


Рис. 2. Типы окраски мехового покрова каланов

Обозначения см. текст

По форме и положению горлового пятна каланов выделены следующие вариации (рис. 2).

A_1 — полное отсутствие горлового пятна, шкура имеет равномерную окраску; A_2 — горловое пятно отсутствует, но имеется равномерно развитая по всему телу проседь; B — имеется только подчелюстной участок горлового пятна; BC_1 — имеются слитные подчелюстной и горловой участки; BD_1 — имеются подчелюстной и грудной участки, горловой отсутствует; BC_1D_1 — слитные подчелюстной, горловой, грудной участки, несколько заходящие за передние конечности; BC_1D_2 — слитные подчелюстной, горловой, грудной участки, доходящие до середины живота или до пениального отверстия; BC_1D_1E — имеются светлоокрашенные подчелюстной, горловой, грудной участки (как у типа BC_1D_1), но грудной окружен черной каймой; BD_1E — подчелюстной и грудной участки — светлоокрашенные, грудной — с черной каймой; BD_3 — подчелюстной участок — светлый, грудной — черный; BC_1D_3 — подчелюстной и горловой участки — светлоокрашенные, грудной — черный; C_2D_3 — горловой и грудной участки — черные; D_3 — имеется только грудной участок черного цвета.

Часть вторая

ФЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП

УДК 575.17

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДОВ ФЕНЕТИКИ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ И СОХРАНЕНИИ ГЕНОФОНДА У ВИДОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

С. А. МАМАЕВ, А. К. МАХНЕВ

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск

Древесные растения, прежде всего главные виды-лесообразователи, играют первостепенную роль в формировании лесов. Поэтому они являются важнейшим объектом для биосистематических и популяционно-экологических исследований, имеющих многогранное прикладное значение, в том числе для сохранения генофондов природных популяций. Как известно, эта проблема возникла в связи с наблюдающейся постепенной утратой наиболее ценной части генофондов у видов древесных растений в результате неблагоприятного антропогенного воздействия на леса. Вполне очевидно, что решить ее необходимо в максимально короткий срок, но в определенной степени этому препятствуют некоторые особенности, свойственные древесным растениям: значительная продолжительность жизни одного поколения, перекрестный способ опыления, разная степень экологической пластичности и индивидуальной активности и др. Эти особенности затрудняют изучение популяционной структуры обычными популяционно-генетическими и экологическими методами. По этой же причине у древесных растений сравнительно трудно раскрыть основные закономерности жизни популяции, а следовательно, и обосновать научные принципы сохранения генофонда.

Таким образом, потребовалась разработка таких методических подходов, которые обеспечили бы оперативное и в то же время корректное проведение широкомасштабных биосистематических исследований. Суть одного из таких методов, названного методом морфофизиологических (генетических) маркеров (фенов), была изложена ранее (Мамаев, Махнев, 1982, 1983) и кратко сводится к следующему:

биосистематическими исследованиями одновременно охватываются разные в систематическом и эколого-биологическом отно-

шениях группы видов древесных растений и по возможности в широком экологическом и географическом плане;

исследования осуществляются в строго определенной последовательности, поэтапно, начиная с выявления различных форм изменчивости и завершая детальной характеристикой каждой из них и сравнительной оценкой вклада этих форм в общую дисперсию;

исследованию подлежит целый комплекс признаков, включая структурные, функциональные и химические; при таком подходе объект изучается достаточно детально, поэтому создаются предпосылки для выбора таких признаков, которые могут использоваться в качестве генетических маркеров;

завершающий этап исследований предусматривает идентификацию популяционной структуры видов с помощью выявленных генетических маркеров, определение сущности популяции и ее особенностей у представителей различных групп древесных растений.

На последнем этапе исследований осуществляются практические разработки в области лесоведения, лесной селекции и лесосеменного дела, а также сохранения генофонда лесных древесных пород.

Не останавливаясь подробно на изложении результатов по всему комплексу выполненных исследований, поскольку они детально рассмотрены ранее (Мамаев, 1972; Махнев, 1987; и др.), отметим лишь отдельные моменты, имеющие, по нашему мнению, непосредственное отношение к обсуждаемой проблеме.

В полном соответствии с известным положением о взаимообусловленности двух систем организации—популяционно-видовой и биогеоценотической (Шварц, 1980)—и определением сущности популяции как структуры естественноисторической (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Глотов, 1975) популяционная структура видов древесных растений оказалась тесно скоррелированной с природно-климатическим комплексом, характерным для их ареала, и отдельными его частями. Поэтому структура у всех изученных, широко распространенных видов весьма сложна и упорядочена в виде иерархических (соподчиненных) рядов, представленных, в свою очередь, ареальными элементами разного ранга: микро(цено)популяциями, местными популяциями (популяция в общепринятом значении, основная единица) и группами популяций. Все эти ареальные подразделения, в свою очередь, представлены множеством безареальных форм и разновидностей. Далее, у древесных растений, как показал еще Э. Цедербауер (Zederbauer, 1907), четко выражено наличие гомологических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1967) и, таким образом, обнаруживаются общие признаки, «работающие» как фены. Их частота в различных частях ареала вида позволяет судить о динамике популяционной структуры (Яблоков, 1980). К числу этих по большей части качественных (альтернативных) признаков нами (Мамаев, Махнев, 1982) отнесены следующие: окраска се-

мян и генеративных органов у хвойных пород и коры у белых берез, форма чешуй и апофиз шишек, а также форма листьев, плодовых чешуй и орешков у берез, опушенность плодовых чешуй и листьев у берез, размеры листьев, семян, шишек и плодущих сережек, количество смоляных каналов в хвое, уровень термофильности и продолжительность периода покоя у семян, терmostойкость органов, содержание антоцианов, белковый и изоферментный спектры. К разряду фенов относится также признак, характеризующий форму кончика хвои у пихты (Придня, 1983), и некоторые другие.

История лесоводства убедительно свидетельствует о том, что методы фенетики стихийно использовались здесь уже давно и в различных целях. В лесоводстве, и особенно в лесной селекции, применяется целый набор признаков, которые можно рассматривать как фены. Выработались определенные стереотипы, которые теперь положены в основу ряда лесоводственных мероприятий. Они, как правило, имеют прямое отношение к обеспечению постоянного лесопользования в связи с регулярным изъятием частей популяций в процессе разного рода рубок и стихийных бедствий путем эффективных мер содействия естественному лесовозобновлению или создания искусственных насаждений.

В первом случае фенетический метод использовался при выборе групповых или индивидуальных семенных деревьев, которые должны были обеспечить полноценное лесовозобновление на разного рода вырубках. При этом принимаются во внимание такие качественные, наследственно обусловленные признаки, как кривизна и сбег стволов, характеризующие их полнодревесность; очищенность стволов от сучьев, форма и протяженность кроны дерева, толщина и искривленность сучьев, особенности строения и окраски коры, а также класс роста деревьев по Крафту. О наследственном характере многих из этих признаков сведения имеются в ряде старых капитальных сводок (Бюсен, 1961) и более поздних (Ромедер, Шенбах, 1962). В связи с переходом преимущественно к искусственному способу лесовосстановления особое внимание уделяется созданию базы, обеспечивающей получение высококачественных семян в достаточном количестве.

Использование фенетического метода в данном случае получило новый стимул, поскольку он в той или иной степени применяется при массовой закладке временных и постоянных лесосеменных участков и лесосеменных плантаций, но особенно интенсивно при отборе так называемых плюсовых деревьев с целью создания элитного семеноводства. Примечательно, что при отборе плюсовых деревьев в первую очередь используются количественные признаки, характеризующие энергию роста по высоте и диаметру, которые в данном случае можно условно назвать фенами, так как их показатели у отбираемых деревьев всегда существенно отличаются от большинства остальных. Указанные качественные и количественные признаки также используются при выделении в массовом количестве особых насаждений — эталонов хо-

зяйства, которые имеют высокие показатели продуктивности, качество древостоя и хорошую сохранность природной среды.

С научной точки зрения одной из наиболее сложных проблем в лесном семеноводстве является лесосеменное районирование. Для его разработки потребовался анализ огромного фактического материала, но данное районирование все же в основном базируется на физико-географической основе и поэтому нуждается в существенном уточнении и дополнении главным образом по листовым древесным породам. Для того чтобы лесосеменное районирование было успешно выполнено на необходимой популяционной основе, потребуется широкое использование фенетического метода

Детальный анализ соответствующих материалов показывает, что методы фенетики в определенной мере используются в лесной селекции, например, при индивидуальном и массовом отборах по прямым и косвенным признакам, соответствующим фенам. Дальнейшая перспектива развития фенетического подхода в лесной селекции открывается в связи с научным обоснованием и разработкой новой — популяционной — системы лесной селекции, где в качестве объекта для отбора выступает целая местная популяция, или ценопопуляция, характеризующаяся определенными качественными показателями. Вообще популяционная селекция является своего рода альтернативой плюсовой селекции, поскольку последняя благодаря отмеченным выше особенностям древесных растений оказалась недостаточно эффективной. Оперативная информация о наличии нужных свойств в селектируемых популяциях может быть получена при помощи признаков-маркеров — фенов. В качестве таковых, очевидно, целесообразно использовать несколько специфичный для различных видов набор фенов, но в основном они должны характеризовать три основных показателя: продуктивность, качественный состав и устойчивость. Для оценки качества древесины нередко используются косвенные признаки, например строение коры, в значительной степени отражающие текстуру древесины, а оценка устойчивости популяций может быть определена по таким показателям, как водный режим, осмотическое давление, биопотенциал и др.

Накопленный в настоящее время опыт позволяет с полной уверенностью констатировать, что методы фенетики могут также успешно использоваться при создании системы лесных генетических резерватов, предназначенных не только для сохранения генофондов видов-лесообразователей, но и для получения высококачественного посевного и посадочного материала. Такая система должна предусматривать создание такой сети генетических резерватов, которая охватывает все без исключения группы популяций и отдельные популяции, представляющие особую ценность, например, находящиеся на северном, верхнем или южном пределах распространения, островные боры в лесостепной и степной зонах и т. д. Предусматривается, что резерваты должны включать по возможности все образцы генетической изменчивости и

при этом иметь благоприятные условия для самовоспроизведения и длительного существования. Поэтому в каждой группе популяций должно выделяться не менее трех резерватов на одну породу. За основу резервата всегда берутся лучшие по продуктивности, устойчивости и качественному составу насаждения, хотя в них также включаются насаждения самых разных типов леса.

Оптимальная площадь резерватов рассчитывается с учетом всех основных факторов, в том числе и биологических особенностей видов. В зонах оптимального роста для видов, широко распространенных, с далеко рассеиваемыми семенами и плодами, она оказалась равной 500—1000 га, а для видов, у которых возможность распространения пыльцы и семян ограничена, — 100—200 га. При таких сравнительно небольших площадях вероятность включения в резерваты редких, уникальных объектов — триплоидов, редких, необычных декоративных форм деревьев и различных интересных в научном отношении аномалий — невелика, поэтому подобные уникальные деревья учитываются и охраняются особо.

Исходя из необходимости строгого соблюдения изложенных выше основных принципов организации лесных генетических резерватов, соответствующие работы в природных популяциях выполняются в определенной последовательности с учетом имеющегося опыта и знаний.

На первом этапе, который осуществляется еще в процессе экспериментальных популяционно-экологических и биосистематических исследований, ведется целенаправленный поиск эффективно работающих генетических маркеров (фенов) и разрабатываются конкретные схемы популяционной структуры видов. Такие схемы, например, разработаны в Уральском регионе для сосны обыкновенной и ели сибирской (Мамаев, 1970), белых и карликовых берез (Махнев, 1987), дуба черешчатого (Семериков, 1986).

На следующем этапе детально изучаются наиболее продуктивные, устойчивые популяции и непосредственно выделяются генетические резерваты. При выполнении этого этапа используются разнообразные материалы, дающие дополнительную информацию о фенетической структуре видов и среде их обитания. Это, в частности, природное или лесорастительное районирование, лесоустроительные отчеты разных лет, в которых зафиксированы отдельные исторические периоды формирования пространственной структуры природных популяций, а также данные лесоводческо-экологической, таксационной и селекционной оценки насаждений, дающие объективное представление об их происхождении и ценности. Совместный анализ перечисленных материалов и предварительно разработанных схем популяционной структуры видов, а в их отсутствие лесорастительного или лесосеменного районирования позволяет наметить предварительную схему генетических резерватов.

Таким образом, при выделении лесных генетических резерватов уже на предварительном этапе широко используются материалы, полученные практически фенетическим методом.

На завершающем этапе работы предварительно полученные данные уточняются непосредственно на объектах — насаждениях, намеченных для выделения в качестве лесных генетических резерватов. Как правило, количество намечаемых для осмотра резерватов значительно больше, чем их фактически необходимо выделить, что дает возможность выбрать лучшие из них во всех отношениях. С этой целью производится детальное обследование насаждений, а в наиболее распространенных, характерных для данного лесного массива типах леса закладываются постоянные пробные площади, на которых при помощи генетических маркеров (фенов) и других показателей насаждения тщательно анализируются в эколого-геоботаническом и селекционно-генетическом аспектах.

При общем осмотре намечаемого резервата особое внимание обращается на оценку санитарного состояния насаждений: распространение очагов первичных и вторичных вредителей, степень повреждения пожарами и другими стихийными факторами и т. д., а также на оценку степени вовлечения насаждений в сферу хозяйственной деятельности и целостности территории резервата. Кроме того, оценка естественного возобновления главной породы, пространственной (вертикальной и горизонтальной) и возрастной структуры насаждений дает в итоге полное представление об устойчивости насаждений резервата.

Для оценки основных селекционно-генетических показателей насаждений резервата используется комплекс фенов, большая часть которых, как об этом сказано выше, уже успешно прошла соответствующую длительную проверку. Причем для оценки отдельных важных показателей, например продуктивности и качества насаждений, употребляются совокупные характеристики, включающие ряд признаков-фенов. В частности, основным показателем, характеризующим продуктивность насаждений, является класс бонитета, который определяется в зависимости от количественного признака — высоты и возраста. Значительно большее число в основном количественных признаков включает такой показатель качества насаждений, как его селекционная категория (плюсовое, нормально-лучшее, нормальное и минусовое). В данном случае используются следующие признаки: сбег и кривизна стволов деревьев, их высота и диаметр, форма кроны, кривизна и размеры сучьев, угол их отхождения от ствола, степень очищенности ствола от сучьев, наличие разного рода пороков на стволе, особенности строения коры и грубой корки и некоторые другие.

Знание и умелое использование генетических маркеров при выделении генетических резерватов дает возможность не только ускорить данную работу, что уже само по себе очень важно, но и значительно повысить ее качество, т. е. безошибочно отобрать

для резерватов лучшие насаждения, представляющие генофонд той или иной популяции или группы популяций. Окончательное суждение о наследственных свойствах насаждений в выделенных резерватах и, таким образом, о соответствии их своему назначению все же может быть сделано после испытания их потомства на разном экологическом фоне и в разных географических районах, т. е. при выяснении характера взаимодействия «генотип—среда». Одновременно это даст возможность оценить потенциальные возможности использования резерватов в практических целях, например как источник семян для определенных районов, и более тщательно проверить используемые в настоящее время генетические маркеры.

В соответствии с описанными выше методическими подходами в Уральском регионе (Свердловской, Челябинской, Курганской, Пермской областях и Башкирской АССР) выделено более 200 генетических резерватов, общая площадь которых ныне составляет около одного процента от площади лесов региона.

В районах оптимального роста — в южнотаежной подзоне и в лесостепной зоне — в состав генетических резерватов включены отдельные, выдающиеся по продуктивности и качественному составу насаждения сосны обыкновенной, имеющие в возрасте спелости запас 500—700 м³/га, ели сибирской — 400—500 м³/га, лиственницы сибирской (Сукачева) — 500—800 м³/га и берез пушистой и бородавчатой — 250—350 м³/га. Однако особую ценность в популяционном отношении представляют генетические резерваты, выделенные в островных степных борах лесостепной и степной зон, представленные сосной или местами высококачественной березой семенного происхождения и являющиеся своеобразными изолятами, имеющими ряд характерных особенностей по морфологическим признакам вегетативных и генеративных органов, по биологическим признакам семян и т. д. В ряде случаев «островные» популяции отличаются от смежных с ними слабоизолированных популяций на уровне группы популяций.

Как правило, высокопродуктивные насаждения, включенные в резерваты, имеют достаточно высокую оценку по селекционным категориям. Они в основном представлены нормальными насаждениями и частично нормально-лучшими или реже плюсовыми. Наиболее высок процент плюсовых насаждений и соответственно плюсовых деревьев в резерватах сосны и лиственницы.

При обследовании обширных лесных территорий на Урале, принимая во внимание особенности размещения выделенных генетических резерватов, видно, что наиболее перспективны для выделения резерватов районы южной и средней тайги Зауралья и Предуралья, а также собственно горной части Урала.

ЛИТЕРАТУРА

- Бюсген М.** Строение и жизнь наших лесных деревьев/Под ред. Г. Р. Эйтингена, Н. А. Юрре. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1961. 424 с. Пер. с нем.
- Вавилов Н. И.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости //Избр. произведения: В 2 т. Л.: Наука, 1967. Т. 1. С. 7—61.
- Глотов Н. В.** Популяция как естественноисторическая структура//Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала: Изд-во Даг. фил. АН СССР, 1975. Вып. 1. С. 17—25.
- Мамаев С. А.** Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений//Экология. 1970. № 1. С. 39—49.
- Мамаев С. А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений: (На примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 283 с.
- Мамаев С. А., Махнев А. К.** Итоги и перспективы популяционной селекции на Урале//Разработка основ систем селекции древесных пород: Тез. докл. совещ. Рига, 1981. Ч. 1. С. 15—16.
- Мамаев С. А., Махнев А. К.** Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 140—149.
- Мамаев С. А., Махнев А. К.** Использование комплексного метода морфофизиологических маркеров для оценки структуры популяций древесных растений//Физиологическая и популяционная экология: (Популяционная изменчивость). Саратов: Изд-во СГУ, 1983. С. 48—50.
- Мамаев С. А., Махнев А. К., Семерилов Л. Ф.** Использование генетических маркеров при решении проблемы сохранения генофонда видов-лесообразователей//Фенетика популяций: (Материалы III Всесоюз. совещ. Саратов, 7—8 февраля 1985 г.). М., 1985. С. 25—27.
- Махнев А. К.** Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секций Albae и Napae. М.: Наука, 1987. 286 с.
- Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР.** М.: Гослесхоз СССР, 1982. 23 с.
- Придня М. В.** Принципы выявления фенотипов и анализ структуры популяций лесобразующих видов Кавказа: восточного бука и кавказской пихты//Физиологическая и популяционная экология: (Популяционная изменчивость). Саратов: Изд-во СГУ, 1983. С. 44—45.
- Ромедер Э., Шенбах Г.** Генетика и селекция лесных пород/Под ред. А. С. Яблокова. М.: Сельхозгиз, 1962. 268 с. Пер. с нем.
- Семерилов Л. Ф.** Популяционная структура древесных растений: (На примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1987. 194 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.** Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Шварц С. С.** Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Яблоков А. В.** Фенетика: (Эволюция, популяция, признак). М.: Наука, 1980. 135 с.
- Zederbauer E.** Variationsrichtung der Nadelholzer. Sitzungsberichte der mathematik-naturwissenschaftlichen Klassen Kaiserliche Akademie der Wissenschaften. Wien, Band 66. Abteilung 1, 1907.

ОПЫТ ФЕНЕТИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ МИЦЕЛИАЛЬНЫХ ГРИБОВ (на примере *Botrytis cinerea* Pers.: Fr.)

Т. И. ПАНТЕЛЕЙМОНОВА

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Проводившиеся ранее популяционные работы на грибах в основном ограничивались рамками фитопатологических исследований (Расулев, Тагирова, 1974; Сидорова, Акмуразов, 1980; Широков, Масленкова, 1981; Суздальская и др., 1983; и др.) по таким признакам, как вирулентность, агрессивность, способность вызывать те или иные симптомы заболевания и т. д. Недавно появившиеся работы (Левитин, 1982; Можина и др., 1984; Супрун и др., 1986), в которых при изучении популяций грибов учитывались не только паразитические, но и морфолого-культуральные и биохимические признаки, позволили значительно расширить представления о популяционной организации этих объектов.

Представляется перспективным проводить популяционный анализ грибов не по всем выявляемым у них признакам, а только по дискретным альтернативным признакам — фенам, т. е. с применением методов фенетики. В настоящей работе сделана попытка применения фенетических методов к изучению фитопатогенного гриба *Botrytis cinerea* Pers.: Fr.

B. cinerea изучался на непрерывном участке ареала площадью 150 км². Расстояния между точками взятия выборок не превышали радиус индивидуальной активности гриба. Задача исследования состояла в изучении степени влияния различных факторов: географического, экологического и трофического — на формирование природных группировок *B. cinerea*. Для этого был проведен фенетический анализ двух групп выборок гриба: 1) с одного вида растения-хозяина, но из географически удаленных и различающихся по своим экологическим условиям мест сбора; 2) с разных видов растений-хозяев из одного места сбора.

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

B. cinerea — типичный мицелиальный гриб, способный развиваться в почве, на мертвых растительных остатках и паразитировать более чем на тысяче видов растений-хозяев (Гойман, 1954). Гриб распространен повсеместно в зонах умеренного климата, причем его ареал на всем своем протяжении носит непрерывный характер.

Цикл развития гриба включает три основные экологические стадии.

1. Расселение гриба происходит за счет спор бесполого спороношения. Споры, попадая на подходящий субстрат, прорастают в мицелий.

2. Прирост активной биомассы происходит в процессе разрастания мицелия. Обычно развитие гриба на растении начинается с поселения его на кусочке мертвой ткани, затем токсины гриба отравляют соседние живые клетки, в которые дальнейшее проникновение гриба происходит беспрепятственно. После прекращения роста мицелия гриб переходит к спороношению. Одновременно мицелий начинает постепенно распадаться, оставляя после себя плотные мицелиальные тела — склероции. За лето гриб дает несколько поколений спор и склероциев.

3. Переживание неблагоприятных условий в зимний период происходит за счет склероциев, которые, попадая в почву, сохраняются там до наступления весны, а затем прорастают в бесполое спороношение.

Характерной особенностью *V. cinerea* является то, что на большей части ареала у него отсутствует половая стадия, в то же время широкое распространение имеет гетерокариоз. Только по морфолого-культуральным признакам в популяциях *V. cinerea* гетерокариотичны в среднем 74% изолятов; если к этому прибавить физиолого-биохимические признаки, то станет очевидным, что практически любой природный изолят гетерокариотичен (Пантелеймонова, Фомин, 1985).

Гетерокариотичность природных изолятов значительно осложняет проведение фенетических исследований. Действительно, поскольку морфология гетерокарионов определяется не только качественным составом, но и количественным соотношением входящих в него ядер, то морфологические признаки гетерокарионов не являются фиксированными, а значит, среди них нельзя выделять фены. Поэтому, чтобы исключить влияние гетерокариоза на морфологию гриба, исследуемые изоляты следует предварительно расщеплять на гомокариотически чистые клоны и в дальнейшем поиск фенов проводить среди морфологических признаков этих клонов. Заметим, что при таком подходе анализироваться будет не фактический полиморфизм, имеющий место в природе, а как бы фенетический потенциал, т. е., с одной стороны, часть выявляемых признаков будет относиться к скрытому резерву изменчивости гриба, так как в гетерокарионах она хранилась в замаскированном виде. А с другой стороны, за счет различного сочетания и соотношения ядер в гетерокарионах разнообразие гриба в природе может быть выше, чем это можно установить в лабораторных исследованиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе были исследованы коллекции *V. cinerea*, собранные в Московской области: 1) с растений культуральной и дикой земляники в июне 1981 г.: а) с дикорастущей земляники в лесу (Губино, 0,2 га), б) с небольших участков (0,001 га), где культуральная земляника росла в окружении других культурных растений (Ботанический сад МГУ, Хлебниково, Наро-Фоминск, Алабу-

шево, Хлюпино, Мытищи), в) с промышленной плантации культуральной земляники (Бирюлево, 2 га); 2) с 63 видов растений-хозяев на территории Звенигородской биостанции в летний период 1978—1980 гг. Последняя коллекция была разделена на три части: 3_1 — изоляты, собранные на лугу в пойме р. Москвы, 3_2 — из лесных растительных ассоциаций, 3_3 — из сада на территории дачных участков.

Из соображений экономии времени и увеличения объема учетов фенетический анализ удобнее проводить непосредственно в полевых условиях. Но это возможно только для грибов, обладающих крупными, хорошо заметными в природе структурами, как, например, плодовые тела у высших грибов. Микроскопические грибы в природе исследовать сложно: их в основном удается обнаружить по бесполому спороношению. В то же время высокая доля участия в проявлении признаков спор средовой вариации делает эти признаки непригодными для фенетического анализа. Поэтому, для того чтобы снизить влияние среды и наиболее полно выявить генетическую изменчивость признаков гриба, мы исследовали природные изоляты в лабораторных условиях. Для этого было предварительно установлено, на какой стадии развития и в каких условиях признаки гриба лучше всего дифференцируются. Дальнейшее сравнение штаммов по этим признакам проводили в одинаковых, оптимальных для выявления их полиморфности условиях.

Изоляты *V. cinerea* выращивали на среде Чапека при 24° С. Изоляты, которые на среде Чапека не давали спороношения, пересевали на среду Райстрика. Из каждого изолята получали по 25 моноспоровых культур. В результате из 200 природных изолятов было получено 3976 гомо- и 1128 гетерокариотичных штаммов. Дальнейшее исследование проводили на гомокариотичных штаммах, у каждого из них на 3, 4 и 5-й день роста измеряли диаметр колонии, на 10-й день описывали морфологию, а на 14-й день отмечали образование склероциев и измеряли их размеры.

Внутрипопуляционную изменчивость гриба оценивали по среднему числу морф и доле редких морф в популяции, степень сходства между выборками — по показателю сходства и критерию идентичности (Животовский, 1982), а также по индексу различий (Toda, Mikami, 1976).

ВЫДЕЛЕНИЕ ФЕЛОВ

Прежде чем выделить фены, мы провели корреляционный анализ с тем, чтобы в дальнейшем работать только с относительно независимыми признаками и комплексами признаков (Пантелеймонова, 1984).

Способность к спороношению на среде Чапека. В тканях растений-хозяев, а также при росте на среде Райстрика, содержащей дрожжевой экстракт и потому близкой по разнообразию пищевых компонентов к тканям растений, все изоляты *V. cinerea*

давали обильное спороношение. В то же время на бедной синтетической среде Чапека только 81,5% изолятов были способны к спороношению.

Способность образовывать склероции. Среди исследованных штаммов некоторые были лишены склероциев, однако большинство имели склероции, варьирующие по величине. Мы сгруппировали штаммы по размерам склероциев: 1) лишённые склероциев — 11,8%; 2) со склероциями от мелких до средней величины (0,7—5,0 мм) — 56,6%; 3) со склероциями от мелких до крупных (0,7—8,0 мм) — 31,6%.

Текстура колонии. На основании изучения особенностей роста гриба на агаризованной среде было выявлено два типа роста: однородный и зональный. При однородном росте различались колонии пушистые (А) — 29,2% и бархатистые (Б) — 21,2%, при зональном — пушисто-бархатистые (В) — 11,6%, т. е. центр колонии пушистый, периферия бархатистая, бархатисто-пушистые (Г) — 14,9%, пушисто-бархатисто-пушистые (Д) — 22,6%, бархатисто-пушисто-бархатистые (Е) — 0,3% и бархатисто-пушисто-бархатисто-пушистые (Ж) — 0,3%.

Окраска колонии. Определение цветов проводили по стандартной шкале (Бондарцев, 1953). Спектр характерных для данного гриба цветовых вариантов включал следующие цвета: 1 — дымчатый, 2 — кремовый, 3 — седоватый, 4 — светло-зеленовато-серый, 5 — зеленовато-серый, 6 — светло-оливково-серый, 7 — мышино-серый. Окраска колонии была однородной, пятнистой (8 — на дымчатом субстратном мицелии располагались многочисленные пятна зеленовато-серого воздушного мицелия) или зональной, максимальное число цветовых зон равнялось 4.

Таким образом, для популяционного анализа *V. cinerea* были использованы следующие фены: способность гриба к спороношению — 2 фена; способность образовывать склероции — 2; текстура колонии — 7; число цветовых зон в окраске колонии — 4; цвета, присутствующие в окраске колонии — 16.

ФЕНОТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЫБОРОК ГРИБА

Изучался фенооблик выборок гриба, собранных с земляники в восьми точках Московской области (лес — Губино; сад — Хлебниково, Наро-Фоминск, Алабушево, Хлюпино, Ботанический сад МГУ, Мытищи; плантация — Бирюлево) и с 63 видов растений-хозяев на территории Звенигородской биостанции (луг — 3₁, лес — 3₂, сад — 3₃).

Способность к спороношению. В выборке 8 к спороношению на среде Чапека были способны 50,0% изолятов; 7 — 70,0; 4 — 87,5; 5 — 88,9; 1, 2, 3 и 6 — 100,0; 3₁ — 63,9; 3₃ — 80,4; 3₂ — 85,3%.

Способность образовывать склероции. В выборке 8 были способны образовывать склероции 60,3% штаммов; 2 — 86,6; 7 — 87,7; 6 — 93,0; 1, 3, 4 и 5 — 100,0%.

Таблица 1

Распределение штаммов *B. cinerea* по фенам текстуры колонии

Выборка	Расстояние от Москвы, км	Частота фенов							Среднее число фенов	Доля редких фенов
		P_A	P_B	P_V	P_Γ	P_Δ	P_E	$P_\text{Ж}$		
1	75	0,12	0,20	0,20	0,18	0,30	0	0	$4,9 \pm 0,06$	$0,02 \pm 0,01$
2	29	0,27	0,03	0	0,13	0,56	0	0	$3,3 \pm 0,11$	$0,18 \pm 0,03$
3	70	0,45	0,07	0,20	0,08	0,21	0	0	$4,5 \pm 0,13$	$0,11 \pm 0,03$
4	32	0,17	0,13	0,09	0,06	0,55	0	0	$4,3 \pm 0,16$	$0,14 \pm 0,03$
5	47	0,22	0,44	0,04	0,19	0,10	0	0	$4,4 \pm 0,14$	$0,13 \pm 0,03$
6	0	0,51	0,02	0,14	0,04	0,30	0	0	$3,8 \pm 0,16$	$0,24 \pm 0,03$
7	24	0,35	0,02	0	0,07	0,56	0	0	$3,1 \pm 0,13$	$0,23 \pm 0,03$
8	0	0,44	0	0,27	0,04	0,21	0,04	0	$4,2 \pm 0,15$	$0,17 \pm 0,03$
3 ₁	48	0,25	0,25	0,07	0,23	0,19	0,01	0	$5,2 \pm 0,08$	$0,13 \pm 0,01$
3 ₂	48	0,31	0,23	0,17	0,18	0,11	0	0	$4,8 \pm 0,03$	$0,03 \pm 0,01$
3 ₃	48	0,28	0,30	0,07	0,18	0,16	0	0,01	$5,1 \pm 0,06$	$0,15 \pm 0,01$

В связи с тем что распределение диаметров склероциев носило непрерывный характер, выделять фены среды этих признаков нельзя. Тем не менее мы сгруппировали штаммы, имеющие склероции, по максимальным размерам этих структур. В выборках из леса (1 и 3, выборка 3 выделена из сада, на месте которого за 3 года до этого рос лес), где условия для развития гриба наиболее гетерогенные (много видов растений-хозяев, частая смена погодных условий), преобладали крупносклероциальные формы, асклероциальные отсутствовали. В выборке с промышленной плантации, где условия наиболее однородные (один вид растения-хозяина, регулярные поливы), наоборот. Выборки из сада (2, 4, 5, 6 и 7) занимали промежуточное положение.

Текстура колонии. Для большинства выборок с земляники преобладающими оказались фены А и Д (табл. 1), причем фен Д был обнаружен более чем у 50% штаммов из выборок 2, 4 и 7, взятых из мест, расположенных к северу от Москвы, а фен А наиболее часто встречался у штаммов из Москвы (выборки 1 и 6) и на юго-западе Московской области (выборка 3). Фен Б доминировал в западном направлении от Москвы (выборка 5). Из редких фенов интересным оказалось распределение фена В. Этот фен отсутствовал или встречался крайне редко в выборках из северных от Москвы районов (2, 4, 5 и 7), но был характерен для московских и более южных выборок (1, 3, 6 и 8). Другой редкий фен Е удалось обнаружить только в выборке 8 из Москвы.

Сравнение выборок по среднему числу фенов выявило связь между величиной этого показателя и расстоянием, на которое анализируемые выборки были удалены от Москвы. Оказалось, что

наименьшие значения среднего числа фенов характерны для выборок из Москвы и прилегающих к ней районов (2, 6, 7 и 8), тогда как по мере удаления от Москвы значения этого показателя постепенно возрастают (см. табл. 1).

Величина доли редких фенов, наоборот, уменьшалась по мере удаления от Москвы. Заметим, что наиболее удаленная от Москвы выборка 1 отличалась от других практически полным отсутствием редких фенов: все выявленные фены текстуры колонии были представлены в ней равномерно, а установленная для нее доля редких фенов оказалась на порядок ниже, чем в выборках из других мест.

По показателю сходства и критерию идентичности выборки с земляники разделились на 4 группы. В первую группу попали выборки из Москвы (6 и 8) и Наро-Фоминска (3). Сходство между выборками 6 и 8, а также 3 и 8 было велико (0,94—0,95), а между выборками 3 и 6 статистически достоверно на 1%-ном уровне значимости. Вторая группа объединила выборки 2, 4 и 7, выделенные из мест, расположенных близко друг от друга в северном направлении от Москвы. Сходство между выборками 4 и 7 было довольно велико (0,92), а между выборками 2 и 7, а также 2 и 4 статистически достоверно на 5%-ном и 1%-ном уровнях значимости. Третья группа была представлена выборкой 5, четвертая — выборкой 1.

В звенигородских выборках большинство фенов текстуры колонии были распределены равномерно, доминирующие фены отсутствовали. Кроме того, были обнаружены два редких фена: фен Е, который маркировал выборку 3₁ с луга, и фен Ж — маркер выборки 3₃ из сада.

По показателю сходства и критерию идентичности звенигородские выборки были очень близки ($3_1—3_2—0,98$; $3_1—3_3—0,99$; $3_2—3_3—0,98$), тем не менее это сходство было статистически недостоверно.

Окраска колонии. Рассмотрим сначала распределения штаммов в выборках по наличию в окраске колонии того или иного цвета (табл. 2).

Во всех выборках с земляники встречались дымчатый, седоватый и зеленовато-серый фены, однако в выборке 8 дымчатый фен встречался чаще, а седоватый и зеленовато-серый реже, чем в других выборках. Остальные фены обнаруживались в одних выборках и отсутствовали в других. Например, такой фен, как кремовый, во многих выборках присутствовал в сравнительно высоких концентрациях, в близких к Москве выборках 4 и 7 встречался редко, а в выборках из Москвы (6 и 8) отсутствовал. Некоторые фены служили маркерами выборок. Так, фен пятнистой окраски был характерен только для выборки 5, а светло-оливково-серый фен доминировал только в выборке 7.

Сравнение выборок с земляники по фенам цвета с помощью индекса различий показало, что наиболее сходными были выборки из наиболее удаленных друг от друга мест (выборки 1, 3 и 4;

Таблица 2

Характеристика окраски колонии штаммов *B. cinerea*

Выбор- ка	Цвет *								Число цветовых зон			
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4
1	0,51	0,34	0,44	0,16	0,25	0	0	0	0,37	0,30	0,33	0
2	0,46	0,29	0,14	0,37	0,71	0	0	0	0,37	0,14	0,26	0,24
3	0,28	0,28	0,33	0,31	0,26	0,01	0,09	0	0,33	0,26	0,27	0,09
4	0,41	0,12	0,42	0,27	0,41	0	0	0	0,52	0,13	0,35	0
5	0,46	0,39	0,35	0	0,62	0	0	0,25	0,39	0,07	0,29	0,25
6	0,39	0	0,63	0,04	0,46	0	0,09	0	0,40	0,28	0,31	0
7	0,57	0,02	0,27	0,06	0,27	0,44	0	0	0,37	0,28	0,35	0
8	0,61	0	0,18	0	0,18	0,08	0,04	0	0,75	0,14	0,11	0
3 ₁	0,71	0,24	0,19	0,06	0,21	0,10	0,08	0,11	0,42	0,38	0,18	0,02
3 ₂	0,52	0,24	0,28	0,07	0,23	0,08	0,07	0,08	0,49	0,39	0,13	0
3 ₃	0,65	0,12	0,19	0,04	0,20	0,17	0,15	0,12	0,43	0,39	0,18	0,01

* 1 — дымчатый, 2 — кремовый, 3 — седоватый, 4 — светло-зеленовато-серый, 5 — зеленовато-серый, 6 — светло-оливково-серый, 7 — мышино-серый, 8 — дымчатый с зеленоватыми пятнами.*

1—3—0,20; 1—4—0,14; 3—4—0,11), тогда как для близкорасположенных выборок (2 и 7) сходство было наименьшим (0,31).

В звенигородских выборках распределения фенов цвета были практически одинаковыми (см. табл. 2). Во всех выборках доминировал дымчатый фен, светло-зеленовато-серый фен относился к числу редких, а остальные были представлены более или менее равномерно.

По индексу различий звенигородские выборки были очень близки (3₁—3₂—0,08; 3₁—3₃—0,06; 3₂—3₃—0,08).

По фенам числа цветовых зон в окраске колонии (см. табл. 2) среди выборок с земляники наиболее однородной оказалась выборка 8: у большинства штаммов этой выборки в окраске колонии отсутствовала зональность. Фен четырехзональной окраски маркировал выборки (2, 3 и 5), расположенные к западу от Москвы.

По показателю сходства и критерию идентичности выборки с земляники разделились на три группы. В первую группу попали выборки 1, 4, 6 и 7. Сходство между выборками 4 и 6 было высоким — 0,98, а между 1, 6 и 7, а также 1—4 и 4—7 статистически достоверным соответственно на 5%-ном и 1%-ном уровнях значимости. Вторая группа объединила выборки 2, 3 и 5 (сходство между 2—3 и 3—5 соответственно 0,98 и 0,95, а между 2 и 5 статистически достоверное на 5%-ном уровне значимости). Наконец, третья группа была представлена выборкой 8, сильно отличавшейся от всех остальных. В звенигородских выборках преобладали штаммы с однородной окраской, а также двухзональные, тогда как четырехзональные относились к категории редких.

Сравнение звенигородских выборок по показателю сходства и критерию идентичности показало, что на уровне значимости 0,01% анализируемые выборки достоверно не различались.

В целом следует отметить, что из 31 фена, выделенного на основании способности гриба образовывать спороношение и склеротии, а также признаков текстуры и окраски колонии, практически все фены оказались «работающими», т. е. по их качественному и количественному составу можно дифференцировать природные группировки гриба.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

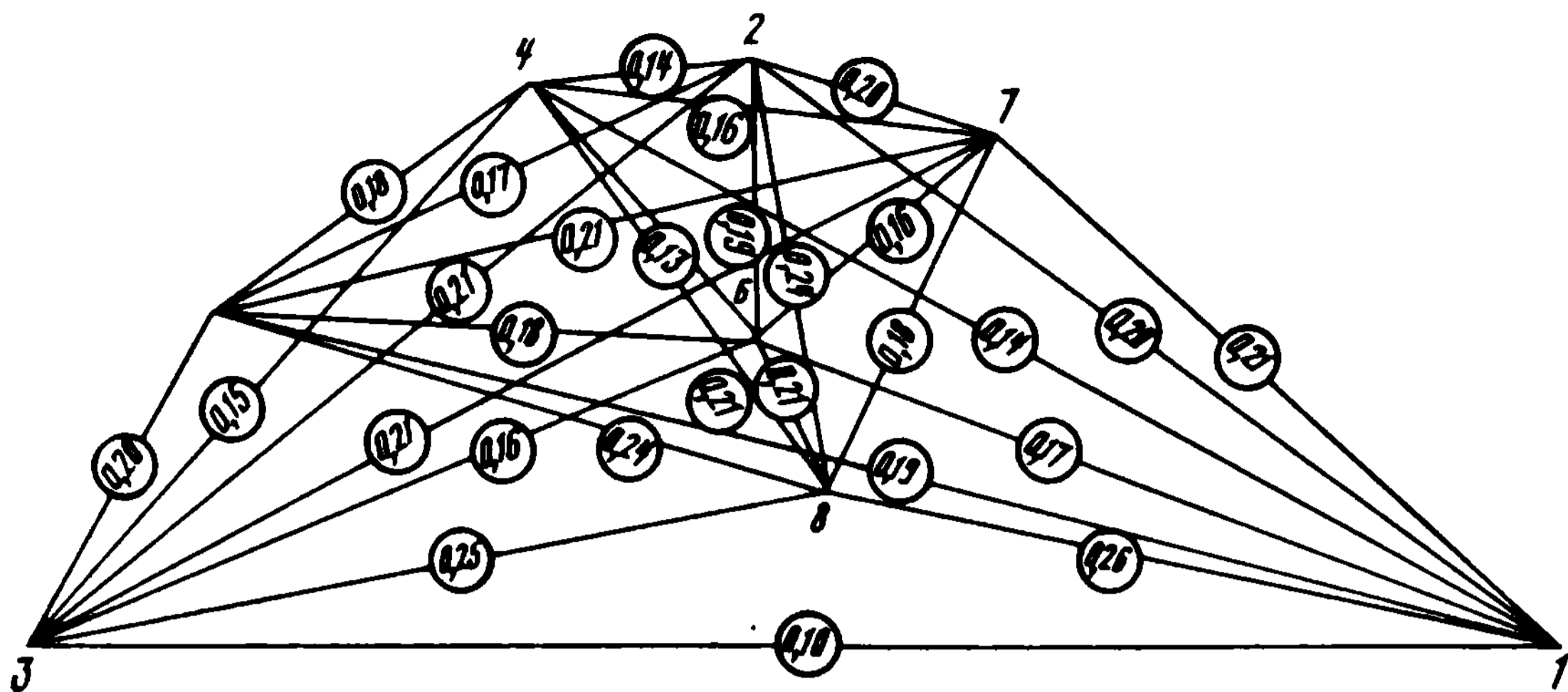
Фенетический анализ *V. cinerea* показал, что, несмотря на то что выборки гриба были собраны на сплошном участке ареала, причем расстояния между точками отбора проб не превышали радиус индивидуальной активности гриба, фенооблики исследуемых выборок в той или иной степени различались.

Рассмотрим, как влияют различные факторы на формирование природных группировок гриба.

Географический фактор. Все выборки с земляники различались по своему фенооблику. Из 31 выделенного нами фена 19 были общими для всех выборок. Остальные фены обнаруживались в одних выборках и отсутствовали в других, причем два из них удалось обнаружить только в одной из исследуемых выборок.

Сравнение выборок, удаленных друг от друга на различные расстояния, по частоте встречаемости отдельных фенов показало, что по некоторым фенам (фены текстуры колонии) выборки из соседних мест были более сходными, чем выборки из удаленных мест, однако для большинства фенов было характерно мозаичное распределение. Попытки на основании распределения фенов в пространстве провести границы между природными группировками гриба не дали результатов: по каждому фену граница прошла по своему пути, а совпадения наблюдались только на отдельных участках.

В географическом распределении большинства изученных фенов отсутствовала клинальность. Это можно объяснить влиянием городов на формирование природных группировок гриба. Действительно, между крайней западной точкой (выборка 5) и юго-восточной (1), как и между северо-восточной точкой (7) и юго-западной (3), лежат обширные городские массивы. Снижение разнообразия некоторых фенов (фены текстуры колонии) в условиях Москвы и примыкающих к ней районов может быть связано с тем, что в городе сравнительно низка концентрация восприимчивых к грибу растений и повышена загрязненность атмосферы. Кроме того, московские выборки гриба были получены из Ботанического сада МГУ и с промышленной плантации в Бирюлево, т. е. из мест, где ведется интенсивная химическая защита растений от различных патогенов и в целом высок уровень



Индексы различий между сравниваемыми выборками *V. cinerea* в Московской области (1981 г.)

1—8 — номера выборок

агрокультуры. Хотя отбор в таких условиях в основном направлен на устойчивость гриба к пестицидам, тем не менее из-за скоррелированности признаков организма общий уровень полиморфизма будет снижаться.

Как показали эксперименты, в наиболее удаленной от Москвы выборке из Губина, где гриб развивается в лесу, наблюдается наибольшее разнообразие фенов текстуры колонии, причем все они распределены более или менее равномерно, доля редких фенов минимальна. Это позволяет предположить, что в благоприятных условиях, т. е. при наличии разнообразных восприимчивых к грибу растений-хозяев, низкой загрязненности окружающей среды и т. д., разнообразие гриба максимальное, тогда как в других местах, в плохих для развития гриба условиях (в садах и на промышленных плантациях, где ведется борьба с грибом) фенооблик гриба сильно обедняется.

Для сравнения географически удаленных выборок по всему комплексу фенов мы на основании данных о способности гриба к спороношению и образованию склероциев, скорости роста, текстуре и окраске колонии вычислили для каждой пары выборок индексы различий (см. рисунок). Как видно, степень сходства выборок не зависела от расстояния, на которое эти выборки были удалены одна от другой. Например, наиболее сходными оказались наиболее удаленные выборки (1 и 3, 120 км). В то же время некоторые соседние выборки (2 и 4, 14 км) по своему фенооблику были также очень близки. В целом по величине индекса различий анализируемые выборки разделились на две группы. В первую попала выборка 8 из Бирюлева, а во вторую — все остальные. Такое сильное отличие выборки из Бирюлева от остальных, по-видимому, связано с тем, что эта выборка была выделена с промышленной плантации, на которой выращивалась одна земляника, в то время как другие выборки были взя-

ты из мест, где земляника росла в окружении других растений. Отсюда возникает необходимость анализа популяционной организации гриба с позиции влияния на нее экологического фактора.

Экологический фактор. Мозаичность распределения многих морфологических фенотипов может быть связана с тем, что эти признаки относительно селективно нейтральны и поэтому больше подвержены дрейфу генов, чем отбору. В связи с этим при изучении влияния экологического фактора на популяционную организацию гриба целесообразно рассматривать те признаки, которые имеют для гриба прямое экологическое значение. К ним относятся, в частности, признаки склероциев. В склероциальной форме грибы устойчивы к экстремальным погодным условиям, пестицидам и могут долго сохраняться в природе вне тканей растений-хозяев. Поэтому в случае развития гриба в сильно меняющихся условиях энергетические затраты, идущие на формирование склероциев, компенсируются снижением степени риска для популяции.

Как показали эксперименты, у гриба, паразитирующего на землянике в лесу или близких к лесу условиях, где земляника встречается совместно с другими видами растений-хозяев, а ее урожай сильно колеблется в зависимости от погодных условий, произошел отбор на крупносклероциальные формы, асклероциальные отсутствуют. Напротив, в выборке с промышленной плантации, где условия наиболее однородные (один вид растения-хозяина, регулярные поливы), наблюдается высокий процент асклероциальных форм (40%), а крупносклероциальные отсутствуют. Это означает, что с переходом из природных фитоценозов в агроценозы гриб за счет снижения продукции склероциев получает возможность увеличивать продукцию спор, т. е. меняет *K*-стратегию жизни на *r*-стратегию. Выборки из сада занимали промежуточное положение.

Сравнение фенообликов выборок, выделенных из разных экологических условий (из леса, сада, плантации), показало, что степень сходства различных выборок коррелирует со степенью сходства условий, из которых эти выборки были получены. При этом выборки с культурной земляники, выращиваемой на садовых участках, были более сходны с выборками с лесной земляники, чем с выборками с культурной земляники, выращиваемой на плантации. По-видимому, небольшие площади под земляникой на садовых участках и низкая концентрация земляники в лесу не дают возможности из года в год формироваться экологически изолированным популяциям, приспособленным к развитию на землянике. Большая доля клонов, мигрирующих на лесную и садовую землянику с других растений, не встречает сопротивления специализированных конкурентов, тем самым повышает гетерогенность гриба на этом виде растения-хозяина. В условиях промышленной плантации, напротив, популяция в основном поддерживается за счет собственных специализиро-

ванных клонов гриба, доля конкурентоспособных клонов среди мигрантов здесь значительно ниже. Поэтому выборка из Бирюлева более гомогенна и состоит в основном из специализированных клонов.

Трофический фактор. Для изучения влияния трофического фактора, в данном случае разных растительных ассоциаций, на формирование природных группировок *V. cinerea* нами были исследованы звенигородские выборки гриба, собранные с 63 видов растений-хозяев: Z_1 — на лугу в пойме р. Москвы, Z_2 — в лесных растительных ассоциациях, Z_3 — в саду на территории дачных участков. Фенооблики этих выборок различались очень слабо. Из 29 выявленных нами фенов 26 были общими для всех выборок, остальных обнаруживали в одних или они отсутствовали в других выборках.

Сравнение звенигородских выборок по анализируемым фенам с помощью показателей сходства и различий показало, что хотя не по всем фенам выборки были достоверно сходны, тем не менее во всех случаях степень сходства была высокой и мало различалась у разных пар выборок. У выборок с земляники разброс значений показателей сходства и различий был значительно выше, чем у звенигородских выборок.

Сравнение по распределению отдельных фенов звенигородских выборок с выборками с земляники показало, что по ряду фенов (фены цвета и текстуры колонии) наибольшее сходство наблюдалось между звенигородскими выборками и выборкой из Губина, выделенной из леса. Некоторые фены (фены текстуры колонии) были распределены в звенигородских выборках, как и в выборке из Губина, более или менее равномерно, доля редких фенов была минимальной.

Таким образом, мы видим, что набор растений-хозяев мало влияет на формирование природных группировок гриба, т. е. в сходных экологических условиях его природные группировки из разных растительных ассоциаций чрезвычайно близки.

В целом, несмотря на широкие возможности гриба к миграции, популяционная организация *V. cinerea* в Московской области в исследуемый период была представлена множеством локальных популяций, определяемых мозаикой экологических условий. Поэтому можно считать, что основным фактором, влияющим на формирование наблюдаемой в природе популяционной структуры *V. cinerea*, является экологический.

ЛИТЕРАТУРА

- Гойман Э. Инфекционные болезни растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1954. 221 с.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—45.
- Левитин М. М. Проблемы изменчивости паразитических гифомицетов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1982. 41 с.
- Можина И. А., Дьяков Ю. Т., Горленко М. В. Сравнительное изучение *Thle-*

- laviopsis basicola* (Berk. et Br.) Ferraris. I. Культурально-морфологические признаки//Микология и фитопатология. 1984. Т. 18, № 1. С. 16—22.
- Новоженков Ю. И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 78—90.
- Пантелеймонова Т. И. Корреляционный анализ морфологических признаков гриба *Botrytis cinerea* Fr./Микология и фитопатология. 1984. Т. 18, № 5. С. 381—383.
- Пантелеймонова Т. И., Фомин Б. Н. Экспериментальная проверка принципа Мэтью—Кермака на примере изучения зависимостей между адаптивными свойствами штаммов гриба *Botrytis cinerea* Fr./Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1985. Т. 7. С. 89—96.
- Расулев У. У., Тагирова В. А. Вирулентность географических популяций *Thielaviopsis basicola* (Berk.) Ferr. в отношении хлопчатника//Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, № 3. С. 236—240.
- Сидорова С. Ф., Акмуразов Б. Внутривидовая дифференциация возбудителя фузариозного увядания хлопчатника в Туркмении//Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, № 6. С. 517—521.
- Суздальская М. В., Пугачева Г. Т., Жемчужина А. И. Характеристика генетической структуры популяций возбудителей стеблевой и корончатой ржавчины овса на территории Советского Союза в 1975—1981 гг./Микология и фитопатология. 1983. Т. 17, № 6. С. 511—516.
- Супрун Л. М., Рыбакова И. Н., Терехова В. А., Дьяков Ю. Т. Изучение популяций возбудителя фитофтороза картофеля с помощью биохимических маркеров//Докл. ВАСХНИЛ. 1986. № 1. С. 16—19.
- Широков А. И., Масленкова Л. И. Сравнительная характеристика географических популяций возбудителя головни проса *Sphacelotheca rapici-miliae* (Pers.) Bub./Микология и фитопатология. 1983. Т. 17, № 1. С. 60—64.
- Toda R., Mikami S. The provenance trials of Japanese larch established in Japan and tentative achievements//Silvae Genetica. 1976. Vol. 25. P. 5—6.

УДК 575.17

ВЫЯВЛЕНИЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА К ДЕЙСТВИЮ ИНСЕКТИЦИДОВ С ПОМОЩЬЮ ФЕНОВ

Е. П. КЛИМЕЦ

Брестский педагогический институт

Популяция, будучи целостной живой системой, обладает способностью сохраняться неизменной и противостоять внезапным изменениям среды. Эта способность к равновесию и генетической стабильности была названа генетическим гомеостазом (Leqner, 1954). Однако генетическая структура популяций может изменяться под влиянием резких колебаний среды или при антропогенном воздействии. Обнаружить это проявление можно у полиморфных видов по изменению частот фенотипов в популяции (Яблоков, 1980).

Фенетическая структура популяций насекомых обуславливается многими факторами. Одним из существенных является воздействие инсектицидов. Для изучения генетических процессов,



Фены у имаго колорадского жука

протекающих в популяциях при действии инсектицидов, колорадский жук (*Leptinotarsa desemlineata*) оказался удобным по ряду причин. Полиморфизм у колорадского жука обнаружен по структуре рисунка на голове, переднеспинке и элитрах (Колорадский картофельный жук, 1981; Кохманюк, 1982; Овчинникова и др., 1984). Нами выявлено у имаго колорадского жука около 50 фенов (см. рисунок). На голове фены выделены по расположению и форме центрального пятна. Для переднеспинки характерно наличие фенов, которые образованы двумя продольными полосками и группами пятен. Полоски могут сливаться или не сливаться внизу, точки — присутствовать или отсутствовать. Некоторые группы точек образуют сплошные пятна. Каждое надкрылье характеризуется пятью продольными полосками. Как правило, полосы, окаймляющие элитры, фигур не образуют. Три средние полосы образуют различные фены, сливаясь в нижней или верхней части элитр, а также могут изгибаться и образовывать анастомозы.

В том, что выбранные нами признаки являются фенами, убеждают результаты скрещиваний. Данные скрещиваний показали, что вариации V и W рисунка элитр являются альтернативными. При этом рисунок V является доминантным. На передне-спинке альтернативными являются вариации U и H, P⁺ и P⁻ (H и P⁺ — доминантные).

Каждая популяция колорадского жука характеризуется определенным комплексом фенов и их частотой. Обычно в популяциях с наибольшей частотой встречаются жуки с фенами V и H. В Брестской области частота встречаемости жуков с феном V составляет от 77,8 до 91,5%. Частота встречаемости жуков с фенами H, X и \bar{V} — от 0,6 до 12,5%. В Липецкой области жуки с феном V встречаются с частотой 70,5 до 82,0%. Жуки с фенами H, X, \bar{V} встречаются не чаще 0,5%, т. е. практически этими фенотипами можно пренебречь (по данным на 1979 г.). На наш взгляд, присутствие жуков с фенами H, X и \bar{V} в Брестской области и их отсутствие в Липецкой области связано с более интенсивной обработкой картофельных полей инсектицидами в первой из них. В Липецкой области колорадский жук появился значительно позже и не подвергался такому сильному химическому воздействию. По соотношению частот фенов и их комплексам можно проследить пути и механизмы микроэволюционных процессов этого вида в наше время.

Наши исследования были направлены на изучение чувствительности имаго колорадского жука, маркированного различными фенами, к действию инсектицидов. Для экспериментов жуков собирали с картофельных полей, не подвергавшихся химической обработке. Обработку жуков проводили в чашках Петри методом постоянного контакта. Подбирали такую концентрацию инсектицида, чтобы небольшой процент жуков после обработки оставался живым. Для обработки использовали хлорофос, полихлорпинен, волатон и ровикурт. Хлорофосом обработано 367 жуков, волатоном — 200, ровикуртом — 321, полихлорпиненом — 346. Во всех опытах в первый час после обработки смертность была незначительной или не наступала вовсе.

Судя по полученным данным (табл. 1), реакция жуков, маркированных одинаковыми фенами, на разные яды различна. Жуки, маркированные феном V, наиболее чувствительны к полихлорпинену и ровикурту в середине эксперимента (максимальная смертность через 3—4 ч после обработки), высокий процент смертности наблюдается на протяжении 2—3 ч. Реакция на хлорофос также высока в середине эксперимента (на третий ч после обработки), но период смертности более короткий. При действии волатоном на жуков с этим же феном самая высокая чувствительность через 4—5 ч от начала опыта.

Жуки с феном W дают пик смертности при действии полихлорпинена в начале эксперимента (через 2 ч после обработки), а хлорофоса и волатона — в конце эксперимента (через 5—6 ч).

Таблица I

Смертность жуков с разными фенами при действии разных инсектицидов

Фен	Полихлорпинен (50 мг/м²)						Хлорофос (75 мг/м²)					
	Время действия, ч											
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
V	—	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—
W	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
H	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—
X	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—
\bar{V}	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Асимметрия рисунка	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—

Фен	Волатон (15 г/л)						Ровикурт (0,9 мл/л)					
	Время действия, ч											
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
V	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—
W	—	—	—	—	—	+	Не погибли					
H	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—
X	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—
\bar{V}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Асимметрия рисунка	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—

При обработке ровикуртом за время эксперимента (6 ч) жуки с феном W не погибли.

Жуки с редко встречающимися фенами H и X при действии полихлорпинена, волатона и ровикурта погибают в начале эксперимента (через 2—3 ч от начала опыта), а при действии хлорофоса — в середине опыта (через 4—5 ч). Некоторую устойчивость к хлорофосу, по всей вероятности, можно объяснить адаптацией жуков, так как этот инсектицид к началу наших экспериментов уже применялся на полях длительное время. Жуки с асимметричным рисунком наиболее чувствительны к полихлорпинену, а к ровикурту в наших экспериментах показали значительную устойчивость.

Наиболее детальные исследования проведены по изучению действия полихлорпинена на имаго колорадского жука. Этим инсектицидом обработано 1380 жуков. Испытывалось действие яда при концентрации 90, 80, 70, 60 и 50 мг/м². Полуметальной оказалась доза 50 мг/м². При обработке жуков концентрацией яда 50 мг/м² из 346 жуков живыми остались 6. Среди них 5 самок и

Таблица 2

Динамика смертности жуков с разными фенами при обработке полулетальной дозой (50 мг/м²) полихлорпинена

Фен	Время, ч									Остались живыми
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
V	2,9	10,6	20,3	28,1	8,6	15,5	5,8	1,9	4,9	1,5
W	—	44,4	—	11,1	1,9	11,1	11,1	—	—	—
V ^H , V ^X	—	33,3	11,0	—	1,4	11,0	—	7,4	3,7	—
W ^H , W ^X	—	—	50,0	47,7	—	—	—	—	—	0,3

Таблица 3

Динамика смертности жуков с одинаковыми фенами при разной концентрации полихлорпинена

Доза, мг/м ²	Фен	Время, ч		
		2	4	6
70	O	31,0	12,0	4,0
	V	45,0	20,0	10,0
80	O	27,0	15,0	4,0
	V	38,0	23,0	4,0
90	O	16,0	26,0	2,0
	V	30,0	35,0	6,0

1 самец. Возможно, самки менее чувствительны к полихлорпинену. Такая же закономерность была обнаружена при обработке ДДТ и арсенатом кальция диапаузирующих жуков (Стахерская и др., 1959).

Изучение действия полулетальной дозы полихлорпинена (50 мг/м²) на жуков с разными фенами показывает, что динамика их смертности неодинакова (табл. 2). Жуки с доминантным феном элитр дают максимальную смертность в промежутке от 3 до 6 ч после обработки. Высока смертность на протяжении 3—4 ч. Жуки, маркированные рецессивным феном W, дают пик смертности на второй час после обработки и летальный период значительно короче. Жуки с фенами V^H и V^X наиболее чувствительны к яду в начале эксперимента (через 2 ч), а с фенами W^H и W^X погибают через 3—4 ч после обработки. Анализируя закономерность смертности и продолжительность летального периода, можно отметить, что более чувствительны к полихлорпинену жуки с феном W и более устойчивы — с феном V. Растяннутость летального периода у жуков, мар-

кированных феном V, можно объяснить разной жизнеспособностью гомозигот и гетерозигот.

Изучая действие полихлорпинена разной концентрации на жуков с одинаковыми фенами, не всегда можно наблюдать прямую зависимость интенсивности смертности жуков от дозы инсектицида. В табл. 3 показана динамика смертности жуков, маркированных фенами O и V через 2, 4 и 6 ч после обработки. При концентрации яда 70 и 80 мг/м² максимум смертности приходится на начало эксперимента, а при увеличении концентрации яда до 90 мг/м² сдвигается к его середине. Смещение максимума смертности в данном случае можно объяснить способностью вида к адаптации. Можно предположить, что жуки, которые подвергались обработке более высокой концентрацией яда, уже выработали в прошлом устойчивость к этому препарату, а другая группа жуков, которая подвергалась обработке ядом концентрацией 80 и 70 мг/м², еще не выработала этой устойчивости.

Анализ закономерности смертности жуков, маркированных одновременно фенами головы, переднеспинки и элитр, показал, что существуют группы фенов, отражающих одинаковую реакцию организма на действие яда. Так, динамика смертности жуков, маркированных феном O головы, F и E₍₃₎, переднеспинки и V элитр, аналогична. Максимум смертности у всех жуков приходится на 4 ч после обработки, и ход кривой смертности одинаков при разной концентрации ядра.

Колорадский жук приносит значительный ущерб посевам картофеля. В Белоруссии потери урожая в отсутствие эффективных мер защиты иногда достигают 50—70% (Скурьят, 1976). В связи с этим ставится вопрос о прогнозировании численности популяций этого вида и поиске эффективных методов их регулирования. Личинки и имаго колорадского жука, выжившие после обработки хлорофосом и полихлорпиненом, имеют повышенную жизнеспособность и плодовитость (Санин и др., 1982). Хлорофос в малых дозах даже стимулирует плодовитость вредителя (Юсамах, 1981). Судя по полученным в данном исследовании данным, при обработке инсектицидами колорадского жука необходимо подбирать тип инсектицида и его концентрацию в зависимости от фенетической структуры его популяций.

ЛИТЕРАТУРА

- Колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata* Say/Под ред. Р. С. Ушатинской. М.: Наука, 1981. 377 с.
- Кохманюк Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 233—243.
- Овчинникова Н. А., Климец Е. П., Маркелов Г. В. Динамика генетической структуры популяции колорадского жука на территории Липецкой области//Генетика. 1984. Т. 20, № 1. С. 140—143.
- Санін В. А., Сікура Н. М., Донченко М. Ф. Вплив інсектицидів на чисельність колорадського жука//Захист рослин. Київ, 1982. № 29. С. 27—30.
- Скурьят А. Ф. Влияние химических обработок против колорадского жука на

- энтомофауну картофельного поля в условиях БССР//Защита растений. Минск, 1976. С. 129—131.
- Юсамах А. И. Влияние келевана и хлорофоса на жизнеспособность колорадского жука//Интегрированная защита растений от вредителей и болезней зерновых и кормовых культур. М., 1981. С. 49—50.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 132 с.
- Lerner I. M. Genetic homeostasis. L. — N. Y.: John Wiley a Sons. 1954. Vol. 4. 134 p.
- Stacherska B., Lakocy A., Szczepanska K. Badania and wzrazliwoscia imago stonki ziemiaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* Say) na truciznie zaleznie od stanu fizjologicznego//Pr. nauk. Inst. ochr. rosl. 1959. T. 1. P. 69—96.

УДК 575.17

ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СВЕТЯЩЕГОСЯ АНЧОУСА *MUSTORHUM NITIDULUM*

М. Ю. ТАМОЙКИН, А. Г. ТРОФИМОВ

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского
АН УССР, Севастополь

Изучение пространственно-генетической структуры рыб эпипелагиали связано со многими методическими трудностями и в настоящее время является малоизученной областью. Однако на современном этапе развития популяционной биологии сформировался популяционно-фенетический подход, позволяющий изучать генетические особенности внутривидовых группировок разного ранга.

Микроэволюционные исследования нектоэпипелагических светящихся анчоусов приобретают особое значение в связи с тем, что хозяйственная деятельность человека еще не изменила их естественной структуры.

ВЫДЕЛЕНИЕ И ОПИСАНИЕ ФЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Наиболее характерной чертой внешнего облика рыб рода *Mustorhynchus* являются светящиеся органы — хвостовые железы и фотофоры (рис. 1). Наличие фотофоров, их число и расположение, несомненно, генетически закрепленный и простой в систематическом определении вида признак у большинства представителей этого семейства. Известно, что у *M. nitidulum* особенности расположения фотофоров серии SAO и VO, а также число фотофоров серий AOa и AO_p проявляют относительно большую внутривидовую изменчивость (Hulley, 1981) и являются одними из главных отличий от близкородственных видов (Беккер, 1983), что делает эти признаки удобными для фенетических исследований. Поэтому на основе анализа литературных данных и результатов собственных исследований были выбраны 14 морфологических признаков.

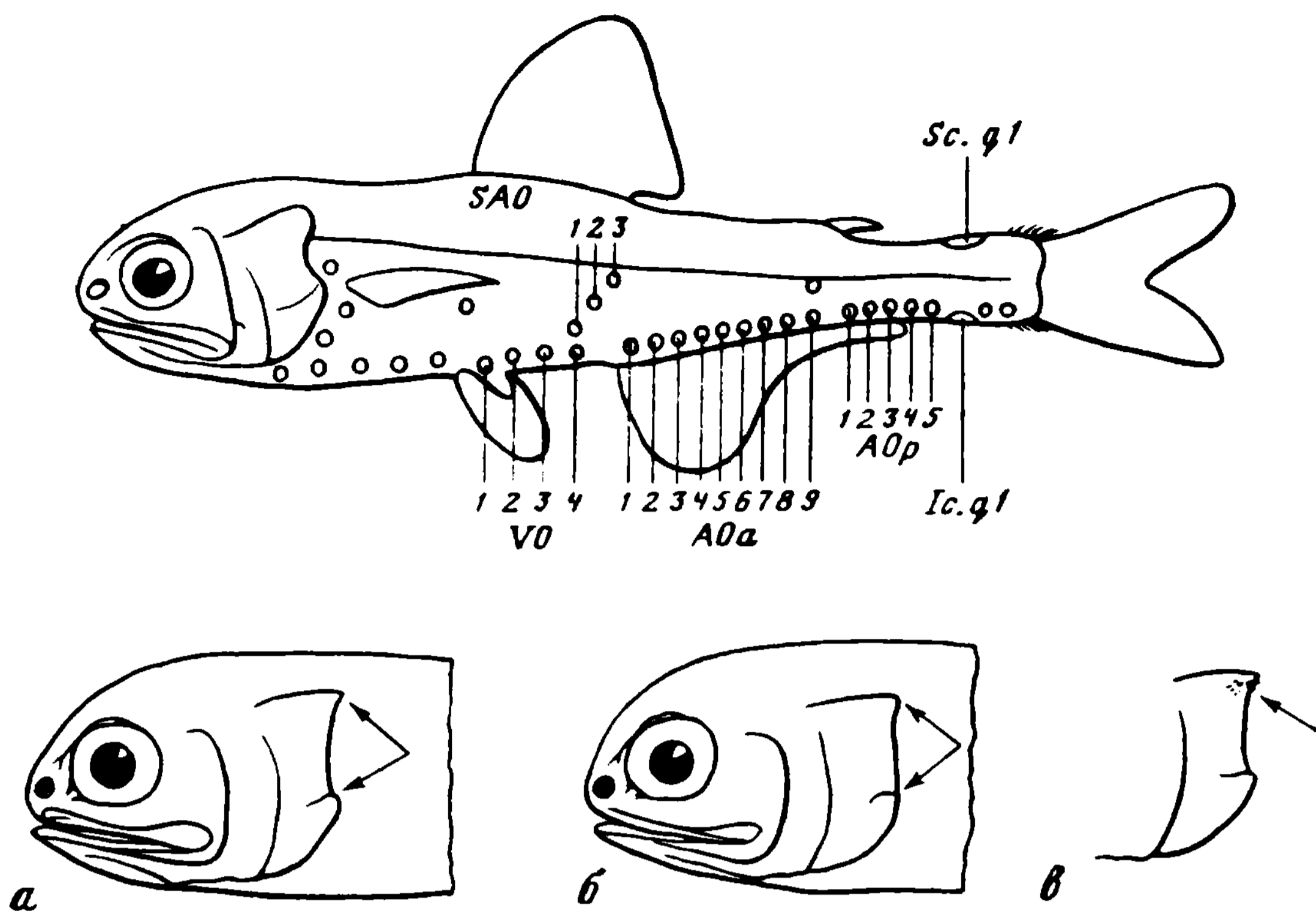


Рис. 1. Схема расположения фотофоров и светящихся желез у *M. nitidulum* (SAO, VO... — серии фотофоров; Sc. gl., Ic. gl — супра- и инфракаудальной железы) (по: Беккер, 1983)

Признак 01. Число инфракаудальных желез. Вариации 0101—0107 (от 1 до 7 желез).

Признак 02. Число супракаудальных желез. Вариации 0201—0208 (от 2 до 9 желез) (см. рис. 1).

Признак 03. Взаиморасположение фотофоров серии SAO. 01. Фотофор SAO₂ расположен впереди прямой SAO₁SAO₃. 02. Фотофоры расположены на одной прямой. 03. Фотофор SAO₂ расположен позади прямой SAO₁SAO₃.

Признак 04. Расположение фотофоров серии SAO по отношению к фотофорам серии VO. 01. Прямая SAO₁SAO₃ проходит ближе к фотофору VO₁ или пересекает его. 02. Прямая SAO₁SAO₃ проходит посередине между фотофорами VO₃ и VO₄. 03. Прямая SAO₁SAO₃ проходит ближе к фотофору VO₁ или пересекает его.

Признак 05. Сочетание фотофоров серии AOa + AOp. 0501. 6+4. 0502. 6+5. 0503. 6+6. 0504. 7+3. 0505. 7+4. 0506. 7+5. 0507. 7+6. 0508. 7+7. 0509. 8+3. 0510. 8+4. 0511. 8+5. 0512. 8+6. 0513. 8+7. 0514. 9+3. 0515. 9+4. 0516. 9+5. 0517. 9+6. 0518. 10+4. 0519. 10+5. 0520. 10+6.

Признак 06. Число фотофоров серии AO. 0601—0607 соответствует числу фотофоров от 10 до 16.

Признак 07. Число фотофоров серии AOa 0701—0705 соответствует числу фотофоров от 6 до 10.

Признак 08. Число фотофоров серии AOp. Вариации 01—05 соответствуют числу фотофоров от 3 до 7.

Таблица 1. Частоты фенов признаков 03, 04 и 07 в районе Б *

Размерный класс	Сторона тела	Пол	Выбор-ка	Признак 03			Признак 04			Признак 07			
				0301	0302	0303	0401	0402	0403	0702	0703	0704	2п
4,5—5,5	Левая	♂	1	0,366	0,567	0,067	0,414	0,414	0,172		0,759	0,241	30
		♀	2	0,444	0,417	0,139	0,417	0,333	0,250		0,606	0,394	36
	Правая	♂	3	0,40	0,467	0,133	0,433	0,367	0,20		0,645	0,355	30
		♀	4	0,332	0,567	0,104	0,333	0,444	0,223	0,030	0,727	0,242	36
6,0—7,0	Левая	♂	5	0,434	0,533	0,038	0,333	0,533	0,134		0,533	0,467	30
		♀	6	0,487	0,462	0,051	0,342	0,395	0,263	0,051	0,615	0,333	38
	Правая	♂	7	0,449	0,517	0,034	0,310	0,442	0,138		0,50	0,50	30
		♀	8	0,342	0,579	0,079	0,395	0,342	0,263	0,077	0,615	0,308	38

* Положение районов см. рис. 2.

Таблица 2. Показатели сходства и критерии идентичности для выборок из табл. 1

Признак	Показатель	Сравниваемые выборки									Табличное значение 0,95
		1-2	1-3	1-5	2-4	2-6	5-7	6-8	5-6	7-8	
03	$r \pm S_r$	$0,985 \pm$ $\pm 0,024$ 1,92	$0,992 \pm$ $\pm 0,015$ 0,96	$0,995 \pm$ $\pm 0,013$ 0,63	$0,990 \pm$ $\pm 0,019$ 1,48	$0,988 \pm$ $\pm 0,023$ 1,79	$0,999 \pm$ $\pm 0,008$ 0,06	$0,988 \pm$ $\pm 0,022$ 1,77	$0,997 \pm$ $\pm 0,006$ 0,41	$0,991 \pm$ $\pm 0,015$ 1,21	9,49
	J										
04	$r \pm S_r$	$0,993 \pm$ $\pm 0,015$ 0,85	$0,998 \pm$ $\pm 0,009$ 0,22	$0,003 \pm$ $\pm 0,015$ 0,83	$0,994 \pm$ $\pm 0,015$ 0,85	$0,997 \pm$ $\pm 0,009$ 0,44	$0,999 \pm$ $\pm 0,007$ 0,12	$0,999 \pm$ $\pm 0,005$ 0,15	$0,985 \pm$ $\pm 0,021$ 0,25	$0,975 \pm$ $\pm 0,030$ 3,30	5,99
	J										
07	$r \pm S_r$	$0,986 \pm$ $\pm 0,021$ 1,70	$0,995 \pm$ $\pm 0,013$ 0,60	$0,972 \pm$ $\pm 0,031$ 3,30	$0,973 \pm$ $\pm 0,029$ 3,56	$0,977 \pm$ $\pm 0,025$ 3,29	$0,999 \pm$ $\pm 0,007$ 0,09	$0,998 \pm$ $\pm 0,041$ 0,27	$0,967 \pm$ $\pm 0,041$ 4,43	$0,947 \pm$ $\pm 0,030$ 4,40	7,21
	J										

Таблица 3

Значение показателя флюктуирующей асимметрии σ_d^2 и общей фенотипической дисперсии σ^2 для признака 06 (число фотофоров серои АО)

Показатель	Район Атлантики *		
	К ₁	Б	Ц
σ_d^2	0,54	0,40	0,20
σ^2	1,46	1,77	1,39
n, экз.	98	113	201

* Расположение районов см. на рис. 2.

Признак 09. Взаиморасположение рядов фотофоров левой и правой сторон тела серии АОа: 01. равнорасположенные; 02. справа ряд удлинен; 03. слева ряд удлинен; 04. с левой стороны ряд удлинен к голове, а справа — к хвосту; 05. с правой стороны ряд удлинен к голове, а слева — к хвосту.

Признак 10. Взаиморасположение рядов фотофоров серии АОр. 01—05 аналогично вариациям признака 09.

Признак 11. Редукция фотофоров внутри серий АОа или АОр:

01. отсутствие одного или нескольких фотофоров внутри серии АОа или АОр; 02. редукции фотофоров нет.

Признак 12. Наличие у одной особи супра- и инфракаудальных желез:

1201. есть супра- и инфракаудальные железы у одной особи; 1202. есть только супра- или только инфракаудальные железы у одной особи.

Признак 13. Форма заднего края жаберной крышки: 1301. сильновогнутая (см. рис. 1, а); 1302. слабовогнутая (см. рис. 1, б).

Признак 14. Форма заднего верхнего края жаберной крышки: 1401. есть зубцы или борозды; 1402. край гладкий (см. рис. 1, в).

Анализ показал, что у некоторых самок и самцов всех размерно-возрастных классов помимо крупных развитых желез имеются небольшие «зачаточные» железы, расположенные с антериальной (головной), реже с постантериальной (хвостовой) стороны. Мы пришли к выводу, что для фенетических исследований целесообразно использовать только тех особей, у которых каудальные железы достигли второй и третьей степеней развития. Не обнаружено различий в проявлении признака 03 с левой и правой сторон тела (табл. 1, 2), что при изучении фенофондов различных внутривидовых группировок позволило вести учет билатеральных признаков по средней частоте проявления (Захаров, 1976, 1980; Тамойкин, Трофимов, 1985). Анализ онтогенети-

ческой изменчивости выявил отсутствие закономерных изменений между разноразмерными особями обоих полов (см. табл. 1, 2). Обнаружена несогласованность в изменении показателей флюктуирующей асимметрии (σ_d^2) и общей фенотипической дисперсии (σ^2) по числу фотофоров серии АО (табл. 3), что говорит о сравнительно высокой генетической закреплённости этого признака.

ИЗУЧЕНИЕ ВРЕМЕННОЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ

Изучение временной изменчивости было проведено на примере двух выборок, взятых в одном и том же районе с интервалом в один год. Результаты показали отсутствие различий по каждому отдельно и по всему комплексу признаков ($r=0,991 \pm \pm 0,006$, $J=16,9$ меньше табл. знач. $\chi^2=0,95$).

Сравнение группировок из разных географических районов (сравнивались группировки К₁, Б, Ц) позволило выявить различия между ними. Достоверные различия получены как по отдельным признакам, так и по всему комплексу признаков при $P \geq \geq 0,95$. Установлено, что от всех выборок максимально отличается группировка Ц, а группировки К₁ и Б более сходны (рис. 3).

Сравнение фенофондов группировок из районов повышенной численности *M. nitidulum* Атлантического океана

Не обнаружено различий между группировками К₁—К₂, К₂—Ц₃, К₂—Б, Г—Ц₃, В—Г, В—Ц₃, Ц₃—С, Ц—Ц₃, при этом доля признаков, по которым сходны выборки, составляет более 70%, а в отдельных случаях — 100%. В то же время максимальные различия отмечены между наиболее удалёнными группировками: Карибского моря (К₁, К₂) и группировкой из западной части Гвинейского залива (Г), а также между группировками Б и С, Ц и Г, Ц и Б. Сопоставление полученных данных со схемой циркуляции поверхностных вод (Ханайченко, 1974) в определенной степени может служить объяснением сходств—различий между группировками. Минимальные различия отмечены также между группировками Г и В, находящимися в зоне действия Гвинейского течения. Направлением горизонтального движения вод Северного Пассатного течения, вероятно, объясняется сходство группировок С и Ц₃, Ц и Ц₃, Ц₃ и К₂.

На фенетическую неоднородность населения *M. nitidulum* указывает также обобщенный показатель сходства R , значения которого для группировок Карибского моря К₁ и К₂ ($\bar{R}(K_1 \text{ и } K_2)=0,982 \pm 0,004$), Ц и В ($\bar{R}(\text{Ц, В})=0,966 \pm 0,011$), В и Г ($\bar{R}(\text{В, Г})=0,972 \pm 0,007$) выше, чем в целом по ареалу ($\bar{R}=0,817 \pm 0,014$).

Аналогичные результаты получены при сравнении «роз ветров», построенных с учетом характера распределения наиболее

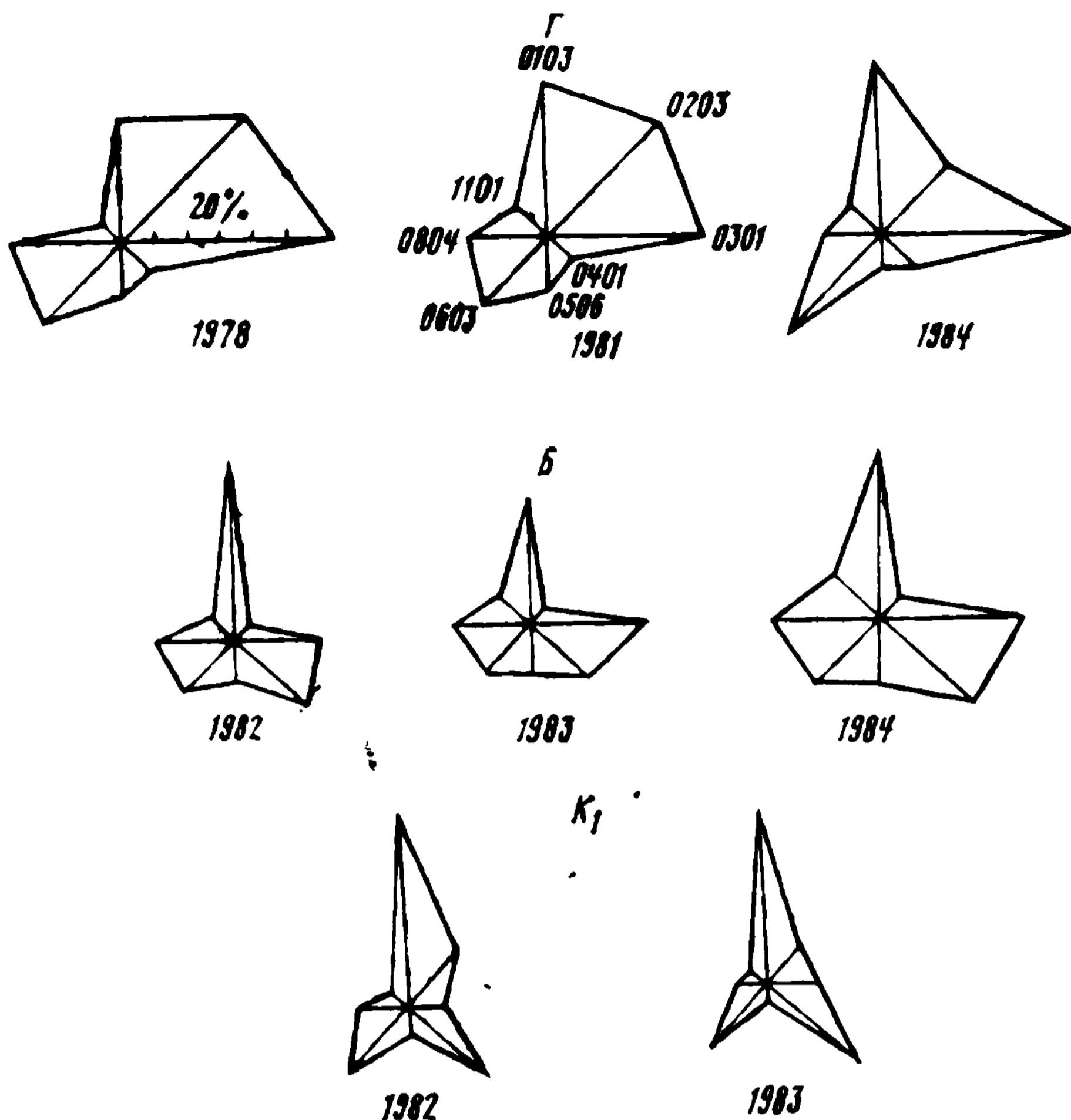
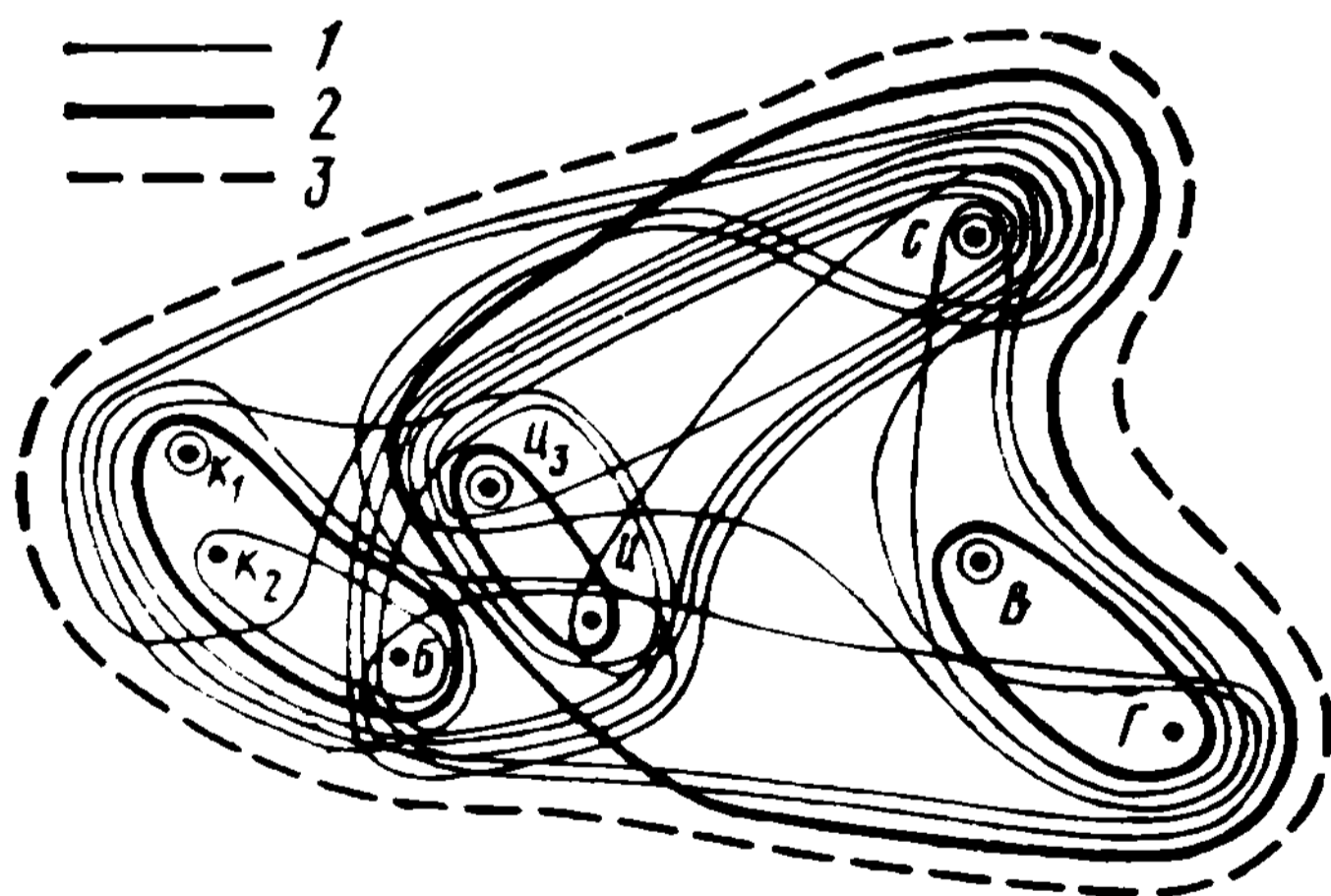


Рис. 2. Графический анализ временной динамики фенофонда (по наиболее типичным фенонам)

Расположение группировок Б, Г и К₁ см. на рис. 3

Рис. 3. Суммарная схема, отражающая сходство группировок по 32 фенонам



1 — одна,
2 — три,
3 — шесть изолиний, объединяющих группировки по частотам каких-либо фенов

типичных фенов и вариаций количественных признаков. Наряду с общей специфичностью выделяются сходные группировки В и Г, С—Ц—Ц₃ и группировки Карибского моря (К₁, К₂), ближе к которым группировка Б.

При сравнении группировок по показателю μ установлено, что они незначительно различаются по среднему числу фенотипов ($\bar{\mu} = 3,11 \pm 0,48$). Доля редких фенов ($\bar{h} = 0,53 \pm 0,056$) велика во всех группировках, что обуславливает специфичность их фенофондов. Например, только в группировках Ц и Ц₃ отмечены особи с феном 0514 (АОа+АОр равно 10+6), группировки К₂ и

Б отличается наличие редкого фена 0805 (число АОр равно 7), а для группировки С характерны особи с наибольшей по ареалу в Атлантическом океане (более 10%) частотой фена 0513 ($АОа + АОр = 10 + 5$).

Таким образом, анализ сравнения фенофондов группировок из разных географических районов статистическими и графическими методами показал, что, во-первых, фенофонды всех группировок обладают своеобразием, что, видимо, отражает сложную пространственно-генетическую структуру вида. Во-вторых, наряду со своеобразием каждой группировки выявляется определенное сходство между отдельными группировками и комплексами группировок, степень которого зависит от географической удаленности и местоположения в системе горизонтального переноса поверхности водных масс.

АНАЛИЗ ВРЕМЕННОЙ И ДИНАМИКИ ФЕНОФОНДА

Сравнение трех выборок группировки Б, собранных соответственно в 1982 ($n=129$), 1983 ($n=185$) и 1984 ($n=91$) годах показало отсутствие существенных различий между выборками 1982—1983 и 1983—1984 гг. (рис. 2). Вместе с тем анализ фенофонда выборок сборов 1982 и 1984 гг. позволил выявить различия по двум признакам (02 и 05), а также по всему комплексу признаков. Максимальное сходство по исследованному набору фенов отмечено между выборками 1982 и 1983 гг., а наибольшие различия получены по признакам 03 и 04, которые, как было установлено, являются крупномасштабными. Интересные результаты получены при анализе фенофондов трех выборок группировки Г, взятых с точек, удаленных одна от другой не более чем на 60 миль соответственно в 1978 ($n=108$), 1981 ($n=67$) и 1984 ($n=86$) годах. При сравнении по всему комплексу признаков максимальное сходство обнаружено между выборками 1978 и 1984 гг. При анализе по каждому признаку наибольшие различия отмечены по признакам 03 и 04. При этом только по признаку 03 выявлены расхождения между выборками сборов 1978 и 1981 гг., по признаку 04 — между выборками, собранными в 1981 и 1984 гг. и по частотам фенов признаков 01, 04, 08 — между выборками рыб, пойманных с разницей в шесть лет.

Анализ частот фенов двух выборок группировки К, собранных с интервалом в один год, свидетельствует о высокой устойчивости фенофонда рыб этого района. Не обнаружено различий между выборками 1982 и 1983 гг. как по каждому, так и по всему комплексу признаков.

ФЕНОГЕОГРАФИЯ

Результаты феногеографических исследований показали, что существуют фены, маркирующие внутривидовые группировки разного масштаба — от отдельных группировок (4 фена: 0501,

0504, 0704, 0903) до совокупности всех группировок тропической зоны Атлантического океана (6 фенов: 0402, 0505, 0510, 0603, 0703, 0803).

По 18 феном наблюдается клинальная изменчивость в широтном направлении. Например, полученные данные констатируют максимальную концентрацию частот фенов 0202, 0403, 0506 в районе западной части Гвинейского залива (группировка Г) и постепенное ее уменьшение в северо-западном направлении. Согласно гипотезе Р. Л. Болин (Bolín, 1959; цит. по: Беккер, 1983, с. 6—7), расселение светящихся анчоусов происходило от южных берегов Африки в северо-западном направлении к берегам Америки. Отмечено (Krefft, 1974; Беккер, 1983), что индоокеанские виды миктофид мигрируют в Атлантику, минуя южную оконечность Африки, и в настоящее время. Эти выводы в определенной степени могут служить объяснением существования клинальной изменчивости частот фенов с юго-востока на северо-запад.

Сделанные предположения о фенетических связях между пространственно-разобщенными группировками хорошо согласуются со схемой горизонтального переноса приповерхностных водных масс Тропической Атлантики. В частности, обмену особями между группировками С, В и Г, вероятно, способствуют Канарское и Гвинейское течения, а наличие фенетических отношений между группировками Г и Б, возможно, объясняется действием Южного Пассатного течения, несущего воды с юго-востока на северо-запад, и течением Ломоносова, идущим с запада на восток вдоль экватора между 2° с. ш. и 2° ю. ш. В то же время малое сходство между группировками Б и Ц, вероятно, обусловлено отсутствием связующих течений вследствие прохождения между ними разнонаправленных ветвей Северного Пассатного и Межпассатного течений.

В целом анализ географического распределения фенов показал, что, во-первых, большим своеобразием фенофонда отличаются группировки северо-восточной части Тропической Атлантики (группировка С) и восточной части Карибского моря (группировки K_1 и K_2). Во-вторых, по частотам ряда фенов выделяются комплексы сходных группировок: $K_1—K_2—Б$, $Ц—Ц_3$, $Г—В$ и $Ц_3—Ц—С—В—Г$. Комплексы, выделенные феногеографическими методами, практически полностью совпадают с комплексами, полученными при сравнении группировок по показателям g_{gr} и J , что свидетельствует о высокой точности феногеографического метода.

Таким образом, результаты фенетических исследований свидетельствуют о существовании высокого уровня обмена особями между географически удаленными крупномасштабными продуктивными зонами.

- Беккер В. Э. Миктофидовые рыбы Мирового океана. М.: Наука, 1983. 248 с.
- Захаров В. М. Исследование внутривидовой изменчивости насекомых как метод выявления популяционных структур: (На примере стрекозы *Sympetrum flaveolum*)/Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 12. С. 1816—1823.
- Захаров В. М. Феногенетический аспект исследования природных популяций//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 45—55.
- Захаров В. М., Зюганов В. В. К оценке асимметрии билатеральных признаков как популяционной характеристики//Экология. 1980. Вып. 1. С. 10—16.
- Тамойкин М. Ю., Трофимов А. Г. Феногеография *Myctophum nitidulum* Carguen (*Myctophidae*, *Osteichthyes*) тропической зоны Атлантического океана//Фенетика популяций: Материалы III Всесоюз. совещ. Саратов, февраль 1985. М., 1985. С. 166.
- Ханайченко Н. К. Система экваториальных противотечений в океане. Л.: Гидрометеониздат, 1974. 158 с.
- Bolin R. L. *Myctophidae* from the «Michael Sars» North Atlantic deep-sea expedition 1910//Rep. Sci. Res. «Michael Sars» North Atlantic Deep-Sea Exped., 1910. 1950. Vol. 4, Pt 2. P. 1—45.
- Hulley P. A. Results of research cruises of FRW «Walter herwig» to South America. Family *Myctophidae*//Arch. Fish. Wiss. 1981. Bd. 31. Beih. 1. 300 S.
- Kreff G. Investigations on midwater fish in the Atlantic ocean//Ber. DT. Wiss. Komm. Meeresforsch. 1974. Bd. 23, H. 3. S. 226—254.

УДК 575.17

ФЕНОГЕОГРАФИЯ ФОНОВЫХ ВИДОВ ГЕРПЕТОФАУНЫ БЕЛОРУССИИ

М. М. ПИКУЛИК, С. В. КОСОВ

Институт зоологии и паразитологии АН БССР, Минск

Географическая изменчивость видов — неизбежное следствие географической изменчивости условий среды (Майр, 1974). Ее изучение с использованием признаков-маркеров генетической структуры популяций имеет важное значение для развития микроэволюционных представлений (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980). Особый интерес представляет выявление пространственной сопряженности дифференциации популяций, обнаруживаемой по концентрации различных фенов, с ландшафтной дифференциацией ареалов (или их фрагментов), а также отдельными экологическими показателями, отражающими состояние популяций в пределах ассоциаций видов.

В настоящей работе сделана попытка проведения ландшафтно-экологического анализа дифференциации фенетической структуры популяций фоновых видов амфибий и рептилий Белоруссии.

Одним из наиболее удобных объектов для популяционных исследований среди представителей герпетофауны является остро-мордая лягушка (*Rana arvalis*). Это типичный полиморфный вид с достаточно широким ареалом, обитающий в разнотипных естественных и трансформированных биогеоценозах Белоруссии, являющийся явно доминирующим видом среди герпетофауны в це-

лом (Пикулик, 1985а, б). Для анализа использовался полиморфизм по рисунку спины (Ищенко, 1978): морфы *striata* (S), *punctata* (P) и *burnsi* (B). Всего обследовано более 6 тыс. экз. из 42 точек. Кроме того, при анализе популяций остромордой лягушки оценивалось соотношение ее плотности населения с другим массовым видом — травяной лягушкой.

Оценка распределения частот фена S, для которого установлен характер генетической детерминированности, выявила следующую картину: фен S встречается только в пределах южного региона республики¹.

В зоне своего распространения на территории Белоруссии (рис. 1) частота фена S варьирует в разных популяциях от 0,9 до 55,3%. Для каждой отдельной популяции существенная хронографическая изменчивость частоты этого фена не отмечена (Пикулик, 1985а). Зона его распространения определяется лишь пределами Полесской низменности с наибольшей частотой под Пинском и клинальной изменчивостью в направлениях на восток, север и запад. При этом снижение частоты фена S до нуля на восток в направлении русла р. Припять происходит примерно через 300 км, а на запад и север — через 60—70 км.

На основании оценки результатов работы В. Г. Ищенко (1978) выявляется высокая степень изменчивости частоты фена S при сравнении географически сильно удаленных одна от другой популяций, однако явных корреляций с природной зональностью не обнаруживается. Распределение же фена S на территории Белоруссии проявляется в достаточно четкой сопряженности с ландшафтной дифференциацией территории.

Примечательно, что северная граница распространения популяций с феном *striata* в значительной мере совпадает с южной границей сплошного распространения ели в Белоруссии.

Заслуживает внимания факт проявления сопряженности фенетической структуры популяций остромордой лягушки со структурой населения герпетокомплексов в целом и главным образом с показателем соотношения ее численности с численностью другого симпатрического вида бурых лягушек — травяной лягушкой (*Rana temporaria*). Так, только в южной части республики распространены обыкновенная квакша и болотная черепаха. В зоне распространения фена S практически отсутствует или находится на относительно более низком уровне численности травяная лягушка (см. рис. 1), в то время как в других ландшафтных провинциях (где фен S у остромордой лягушки отсутствует) ее численность сопоставима с таковой у остромордой лягушки или же превышает ее вплоть до полного доминирования (главным образом в центральной части республики). Учитывая разные экологические особенности этих двух симпатрических видов (Пикулик, 1985а), есть основания полагать, что характер изменения

¹ Фен S был обнаружен нами в 1986 г. в популяции на северо-западе Польши (Словинский национальный парк).

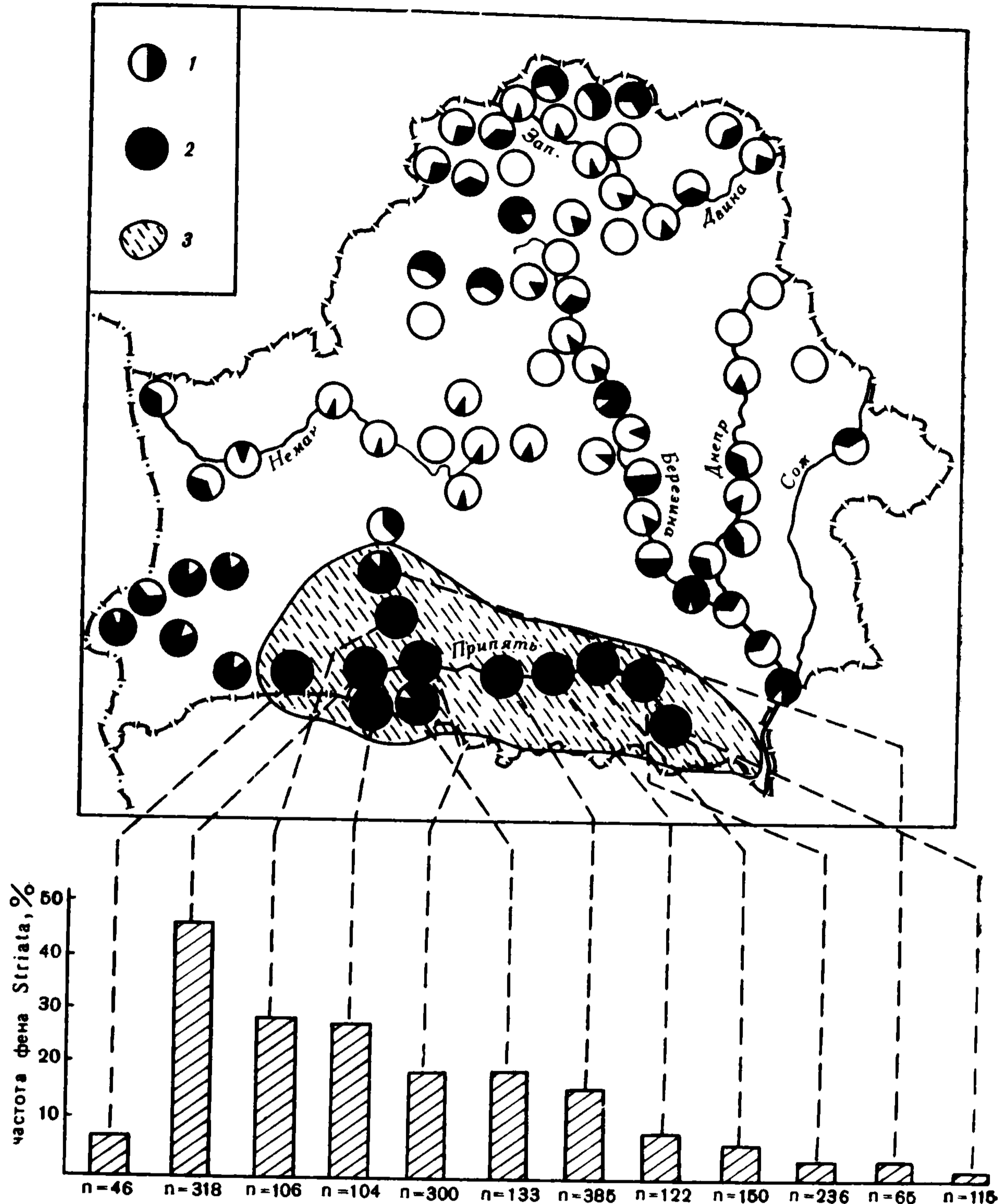


Рис. 1. Сопряженность зоны распределения фена *striata* в популяциях остро-мордой лягушки *Rana arvalis* в Белоруссии

1 — относительная плотность (в %) населения остромордой лягушки, белый сектор — травяной лягушки; 2 — популяции, имеющие фен *striata*; 3 — зона распространения фена *striata*

показателя соотношения их численности определяется дифференциацией факторов среды, что, в свою очередь, накладывает отпечаток и на феногеографическую картину.

Можно предположить, что одним из факторов, оказывающих влияние на формирование структуры популяций бесхвостых амфибий, является давление отбора на личиночной стадии развития в водоемах. В экспериментальных исследованиях, проведен-

ных в природных условиях, было показано (Пикулик, 1976а), что личинки травяной лягушки оказывают ингибирующее влияние на рост, развитие, а также на численность остромордой лягушки. В то же время установлено (Пикулик, 1976б), что эффект ингибирования роста и развития личинок сопряжен с уменьшением частоты морф *striata* среди выходящих сеголеток. Проявление этого эффекта обнаруживается в условиях повышенной плотности населения личинок (Пикулик, 1978), что в естественных условиях может происходить при дефиците водоемов размножения. До широкомасштабного проведения мелиорации в силу особенностей рельефа и гидрологического режима именно

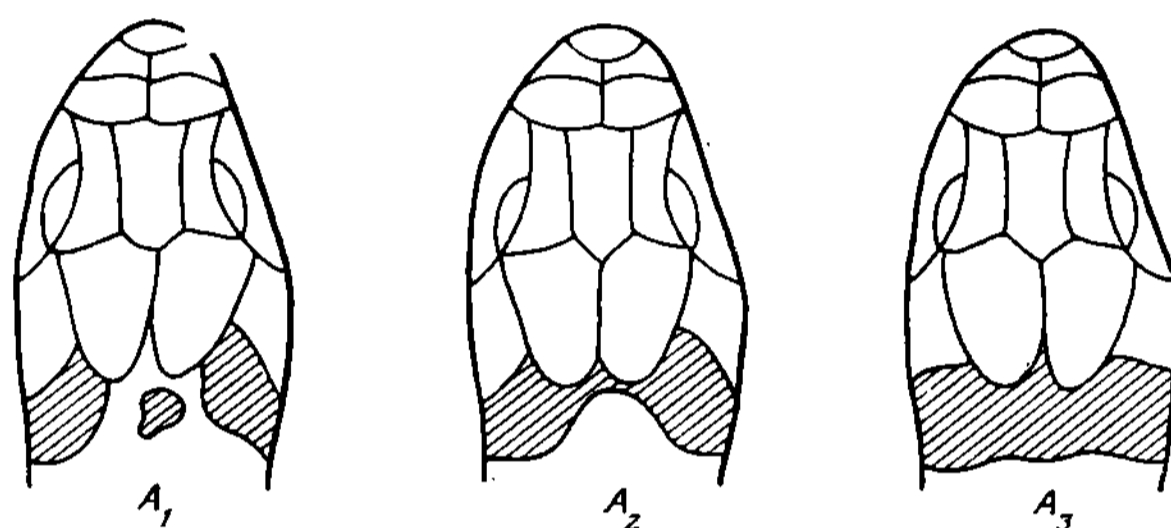


Рис. 2. Характеристика некоторых фенов затылочных желто-оранжевых пятен ужа обыкновенного *Natrix natrix*

A_1 — наличие срединного пятна между обычными парными пятнами; A_2 — соединение парных пятен узкой перемычкой; A_3 — полное слияние парных пятен

Полесская ландшафтная провинция характеризовалась благоприятными условиями для размножения амфибий, что, возможно, и определило специфичность генетической структуры популяций в результате отсутствия мощного давления отбора. Имеется в виду отсутствие дефицита водоемов и воздействия личинок травяной лягушки, которая в силу экологических особенностей зимовки в водоемах в пойменной зоне Припяти не обитает (Пикулик, 1985а, б).

Распределение частот других фенов в популяциях остромордой лягушки не имеет такой ярко выраженной закономерности. Однако дифференциация популяций из разных ландшафтных провинций достаточно четко прослеживается как у остромордой, так и у травяной лягушки по фенам *burnsi*, *punctata* (Пикулик, 1985). Кроме упоминаемой южной Полесской провинции, специфичная структура популяции характерна для северной Поозерской провинции озерно-ледниковых, моренно- и холмисто-моренно-озерных ландшафтов.

Результаты феногеографических исследований, выполняемых на амфибиях, естественно, побудили оценить возможные ландшафтно-экологические зависимости фенетической структуры по-

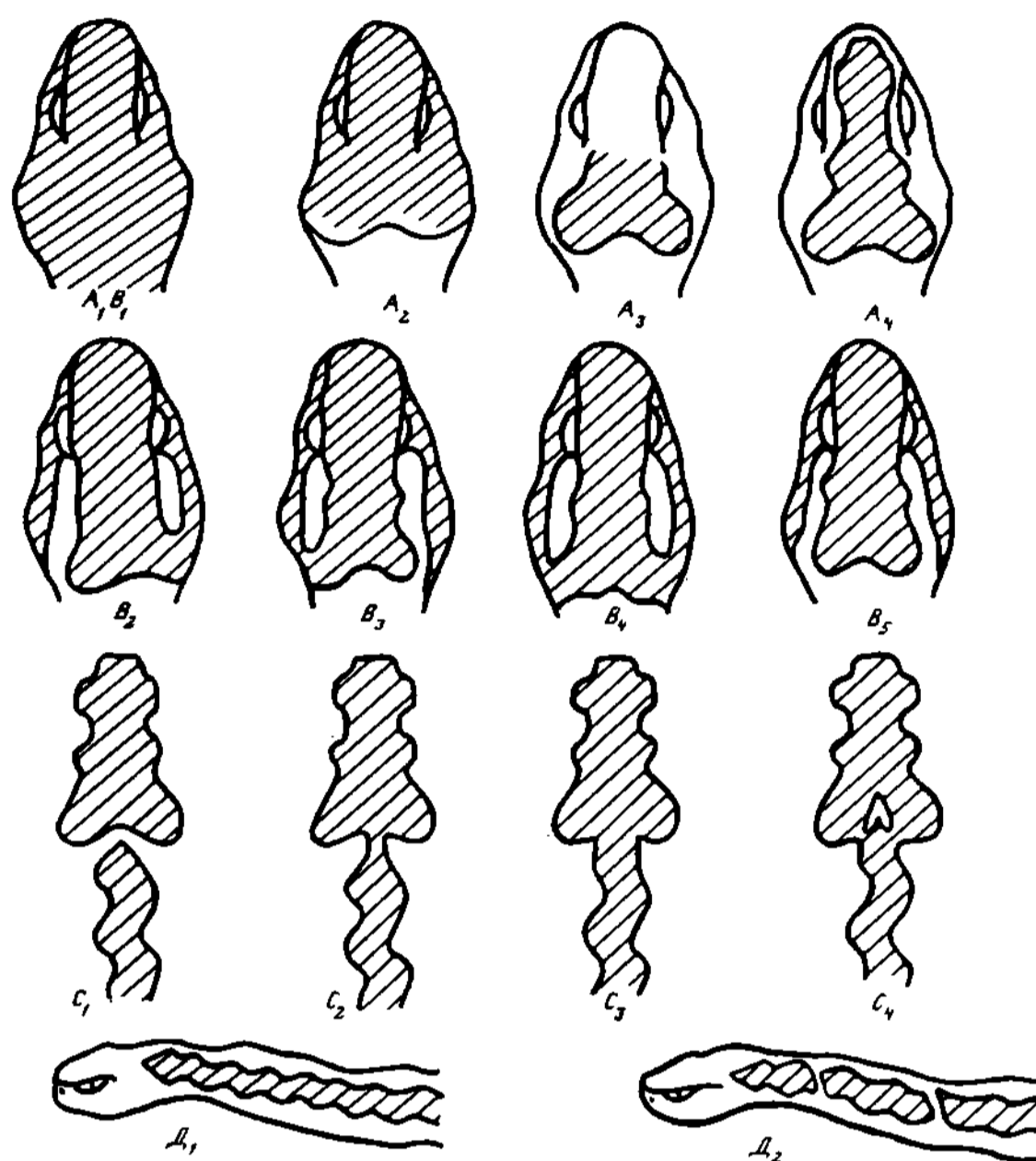


Рис. 3. Характеристика дискретных вариаций рисунка головы и спины гадюки обыкновенной *Vipera berus*

Фены центрального темного пятна на голове: A_1 — пятно не просматривается; A_2 — просматривается только нижний контур пятна; A_3 — просматривается нижний фрагмент пятна; A_4 — пятно выражено полностью. Фены заглазничных светлых пятен (зеркальца): B_1 — отсутствуют; B_2 — левое пятно открытое, правое закрытое; B_3 — левое пятно закрытое, правое открытое; B_4 — оба пятна закрыты; B_5 — оба пятна открыты. Фены характера соединения дорзомедиальной зигзагообразной полосы с пятном на голове: C_1 — не соединяются; C_2 — соединяются узкой перемычкой; C_3 — соединяются по всей ширине полосы; C_4 — в зоне широкого соединения имеется светлое пятно. Фены зигзагообразной полосы: D_1 — сплошная; D_2 — прерывистая

пуляции фоновых видов рептилий. Определенные особенности популяций из разных ландшафтных подзон республики были первоначально показаны на прыткой ящерице (*Lacerta agilis*) В. А. Бахаревым (1981). Были предприняты попытки выявления фенов у ужа обыкновенного (*Natrix natrix*) (Косов, Пикулик, 1984; рис. 2), гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) (рис. 3) и ящерицы живородящей (*Lacerta vivipara*). Материал по этим видам был объединен в 3 группы по различным ландшафтным провинциям (Ландшафтная карта БССР, 1984).

1. Север — Поозерская провинция озерно-ледниковых, моренно- и холмисто-моренно-озерных ландшафтов.

Таблица 1
Фенографические различия (частота фенов, %) в группах популяций ужа
обыкновенного *Natrix natrix*, обитающих в разных ландшафтных
провинциях Белоруссии (см. текст)

Фен	Север	Центр	Юг	Фен	Север	Центр	Юг
A_1	1,3	0,9	0	B_2	0	14,6	7,9
A_2	3,9	4,7	0	B_3	0	54,5	88,9
A_3	1,3	0	0	Число обследо-	77	110	195
B_1	100	30,9	3,2	дованных			
				животных			

Таблица 2
Феногеографические различия (частота фенов, %) в группах популяций
гадюки обыкновенной *Vipera berus*, обитающей в разных ландшафтных
провинциях Белоруссии (см. текст)

Фен	Север	Центр	Юг
A_1	7,6	6,9	2,1
A_2	17,3	10,4	20,8
A_3	32,6	44,8	25,0
A_4	44,2	37,9	52,1
B_1	22,9	21,4	21,4
B_2	5,7	14,3	14,3
B_3	3,8	3,6	2,4
B_4	22,6	25,0	50,0
B_5	45,3	35,7	11,9
C_1	38,0	13,8	5,5
C_2	58,0	75,9	58,3
C_3	2,0	10,3	8,3
C_4	2,0	0	27,8
D_1	46,2	67,9	91,7
D_2	53,8	32,1	8,3
Число обследо-	40	40	50
ванных живот-			
ных животных			

2. Центр — Белорусская возвышенная провинция холмисто-моренно-эрозионных и вторично-моренных ландшафтов; Предполесская провинция вторичных водно-ледниковых и моренно-зандровых ландшафтов и Восточно-Белорусская провинция вторично-моренных ландшафтов.

3. Юг — Полесская провинция аллювиальных террасированных, болотных и вторичных водно-ледниковых ландшафтов.

Таблица 3
Феногеографические различия (частота фенотипов, %) в группах популяций живородящей ящерицы *Lacerta vivipara*, обитающих в разных ландшафтных провинциях Белоруссии (см. текст)

Фен	Север	Центр	Юг
A_1	1,8	4,6	5,2
A_2	50,0	39,6	37,3
A_3	48,2	55,8	57,5
B_1	34,8	21,3	24,8
B_2	21,1	39,6	49,7
B_3	2,7	0	0
B_4	38,4	39,1	25,5
C_1	6,5	1,6	1,3
C_2	51,4	55,6	65,1
C_3	40,2	40,0	32,2
C_4	1,9	4,8	1,3
Число обследованных животных	153	197	112

Оценка накопленных результатов частотного распределения выделенных фенотипов в объединенных группах популяций разных видов рептилий (табл. 1—3) указывает на особенности формирования фенетической структуры в разных ландшафтных провинциях республики. При этом наиболее полярные различия в большинстве вариантов сравнения частот фенотипов характерны для южной и северной частей Белоруссии, в наибольшей степени различающихся по физико-географическим, климатическим, лесорастительным характеристикам, а также по структуре населения герпетофауны (Пикулик, 1985б).

Таким образом, сопоставляя материалы изучения географической изменчивости фенотипического состава популяций и популяционных групп амфибий и рептилий Белоруссии, можно сделать предположение о ландшафтно-экологической зависимости внутривидовой дифференциации популяций в пределах относительно небольшого по площади региона. Дальнейшее накопление данных по выявлению пространственных изменений в распространении фенотипов в популяциях изучаемых видов герпетофауны позволит конкретизировать корреляционные зависимости этого распределения от ландшафтных особенностей местности и экологической специфики различных фенотипов (определяющих их селективную ценность). Это даст возможность подойти к оценке факторов, определяющих дифференциацию фенотипического состава популяций, т. е. к пониманию механизмов микроэволюционного процесса в популяциях амфибий и рептилий.

ЛИТЕРАТУРА

- Бахарев В. А.* К вопросу о подвидовой структуре прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) в Белоруссии//Вопросы герпетологии. Л., 1981. С. 15.
- Ищенко В. Г.* Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 148 с.
- Косов С. В., Пикулик М. М.* Фенетический анализ внутривидовой изменчивости ужа обыкновенного (*Natrix natrix*) в Белоруссии. Рукопись деп. в ВИНТИ № 5870—84. 51 с. Деп.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 406 с.
- Пикулик М. М.* Скорость роста и развития личинок *R. esculenta* и *R. arvalis* при совместном обитании с личинками *R. temporaria*//Докл. АН БССР. 1976а. Т. 20, № 11. С. 1048—1050.
- Пикулик М. М.* О влиянии условий существования личинок амфибий на их рост, развитие и генетический состав сеголеток//Докл. АН СССР. 1976б. Т. 228, № 3. С. 756—759.
- Пикулик М. М.* Экспериментальное изучение изменчивости генетического состава сеголеток земноводных//Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978. № 5/7. С. 85—89.
- Пикулик М. М.* Земноводные Белоруссии//Наука и техника. 1985а. 191 с.
- Пикулик М. М.* Сравнительная характеристика состояния герпетофауны Березинского и Припятского заповедников//Заповедники Белоруссии: Исследования. Минск: Ураджай, 1985б. Вып. 9. С. 133—140.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Готов Н. Н.* Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Яблоков А. В.* Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 136 с.

УДК 575.17

ОПЫТ ФЕНЕТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ПТИЦ (на примере некоторых воробьиных)

Ю. П. ЛИХАЦКИЙ

Воронежский биосферный заповедник

Несмотря на то что первая феногеографическая работа (Серебровский, 1928), основанная на орнитологическом материале, появилась более полувека назад, фенетика птиц на сегодняшний день остается наименее разработанной по сравнению с другими группами животных. Лишь спустя три десятилетия В. Е. Береговой (1964) составил первую феногеографическую карту по окраске трех видов трясогузок. В начале 70-х годов появились работы А. В. Яблокова и А. В. Валецкого (1970, 1972), которые были посвящены изучению рогового покрова лап, ороговевших эпителиальных образований в ротовой полости и элементов бронхиального древа, а также структуры пера и окраски яиц у пяти видов чайковых, голубя и белой куропатки. С этого времени предпринимаются попытки выделения признаков типа фенов по рисункам на клюве у малого лебедя (Scott, 1976), на голове у обыкновенной гаги (Корякин и др., 1982), по фолидозу сороки (Марголин, Стрельцов, 1977; Куранов, 1983), по окраске голубей (Москвитин, Ксенц, 1982).

ВЫДЕЛЕНИЕ ФЕНОВ

Выделение фенов у птиц, как и у других животных, предусматривает выявление спектра дискретной изменчивости по отдельным комплексам признаков или свойств. К такому прежде всего относятся особенности щиткования ног (рис. 1). Для этого рассматриваемая морфологическая структура разбивается на несколько зон, в пределах которых и ведется выделение неметрических вариаций. Видовые особенности рогового покрова этих зон обуславливают наличие видоспецифических признаков и групп вариаций этих признаков. Неметрические вариации фоллидоза включают ряд меристических и альтернативных признаков. Первые, как правило, представляют собой число щитков в пределах рассматриваемых зон, а также число щитков пальцев. Вторые маркируют отдельные щитки той или иной зоны и их состояние.

К настоящему времени известны схемы выделения вариаций фоллидоза у сороки (Марголин, Стрельцов, 1977; Куранов, 1983), большой синицы и мухоловки-пеструшки (Лихацкий, 1985).

Другим направлением, на котором ведется поиск фенетических признаков, является окраска. При анализе оперения выявляются различные цветовые морфы (Москвитин, Ксенц, 1982; Обухова, Креславский, 1984) и особенности наличия или отсутствия пятен, их размеров, формы (рис. 2) (Добринский, 1981; Корякин и др., 1982; Лихацкий, 1986).

Фенетической характеристике подвергается и оологический материал. Здесь, как и в предыдущем случае, рассматривается изменчивость окраски и рисунка. Учитываются общая окраска фона яиц, на которой располагается рисунок, и связь с его фенотипическими комплексами — формой и размером пятен, густотой и особенностями их распределения (Лебедева, 1985).

Предпринимаются попытки использовать песню птиц для генетического маркирования популяций. В качестве фенетических признаков предлагаются форма отдельных элементов, колена и типы песен (Султанов, 1985; и др.).

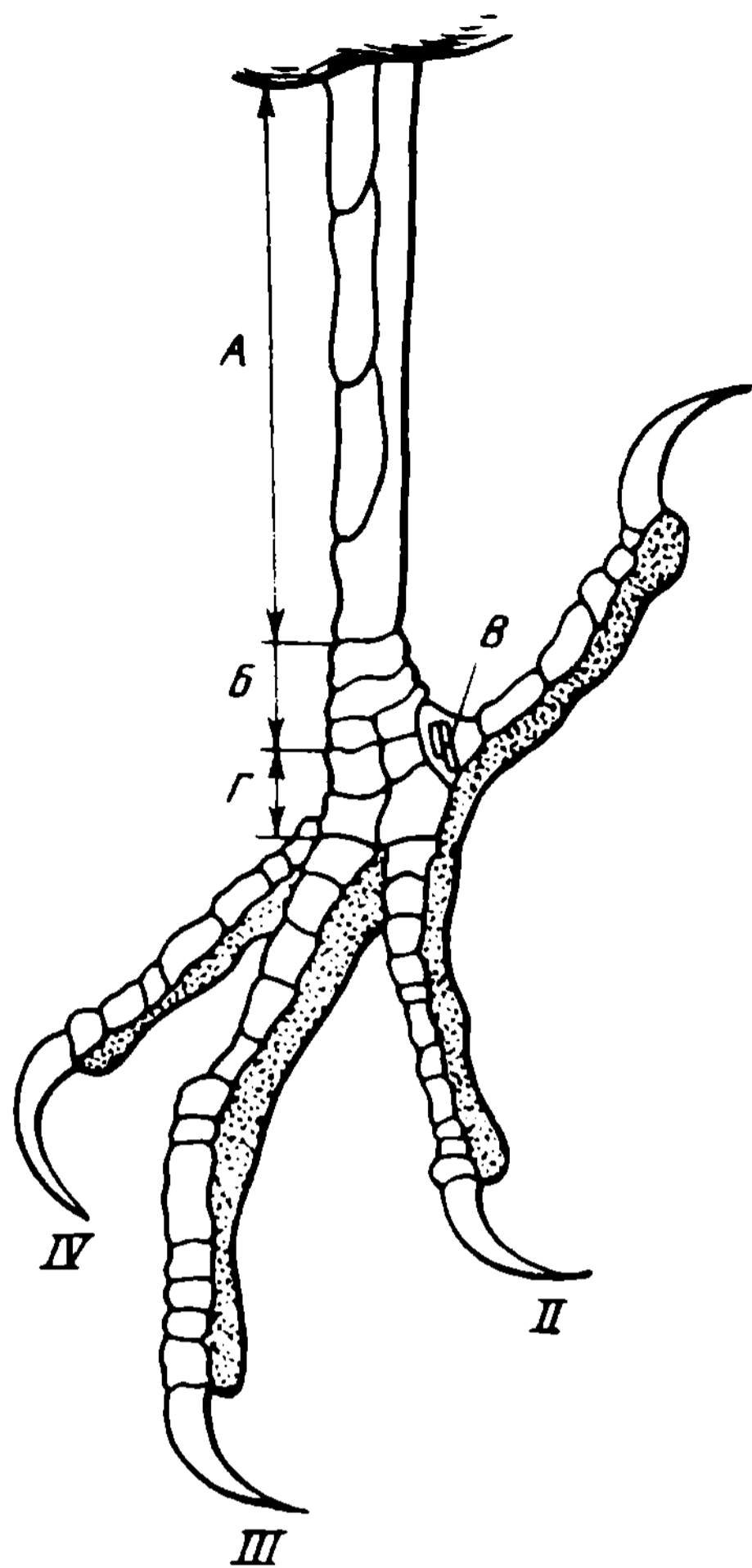


Рис. 1. Схема при выделении неметрических вариаций (фенов) фоллидоза ног воробьиных птиц

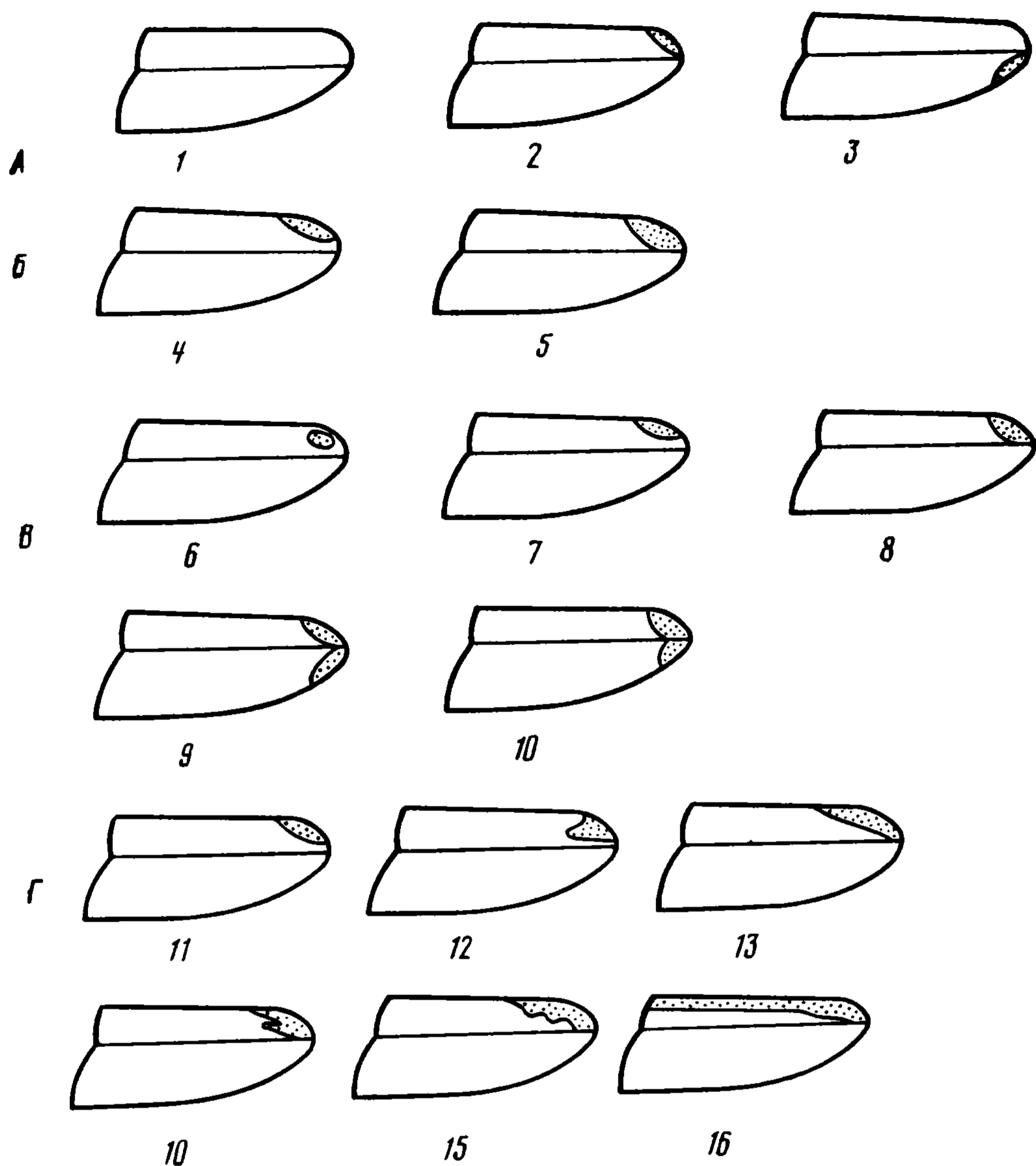


Рис. 2. Схема выделения неметрических вариаций (фенов) рисунка рулевых перьев большой синицы (*Parus major*)

А — наличие или отсутствие пятна (1 — пятно отсутствует, 2 — пятно присутствует, 3 — пятно присутствует только на внутреннем опахале); Б — размеры пятна (4 — наибольший диаметр пятна меньше расстояния от стержня до опахала, на котором находится пятно, 5 — наибольший диаметр пятна больше указанного расстояния); В — состояние пятна относительно стержня (6 — пятно не касается стержня и края опахала, 7 — пятно не касается стержня; 8 — пятно касается стержня; 9 — пятна внешнего и внутреннего опахал сливаются у вершины стержня; 10 — пятна сливаются не у вершины стержня); Г — форма кривая края пятна (11 — «дуга»; 12 — «угол»; 13 — «прямая»; 14 — «молния»; 15 — «кривая»; 16 — «белый край опахала»)

МЕЖВИДОВОЙ АНАЛИЗ ФЕНОФОНДА

Важной характеристикой фенофона являются его изменения в разных половозрастных группах и во времени. При работе с большой синицей и мухоловкой-пеструшкой по пяти меристическим признакам фолидоза не были обнаружены достоверные различия между сравниваемыми выборками. Сходная картина получена и по 13 альтернативным вариациям (достоверные различия существовали лишь в одном случае). При сравнении поло-

возрастных групп по 18 признакам рисунка рулевых перьев достоверные различия обнаружены по трем. Таким образом, для получения общей характеристики по большинству использовавшихся признаков оказалось возможным объединять выборки самцов и самок разного возраста.

Анализ сезонных особенностей фолидоза большой синицы показал следующее. При сравнении средних месячных величин меристических признаков какая-либо закономерность не просматривается. Достоверные различия отсутствуют и между величинами, характеризующими средние за год значения. Альтернативным признакам свойственна более выраженная изменчивость как по ежемесячным частотам, так и по средним за год значениям. В течение всего года закономерность в распределении частот признаков не наблюдалась, за исключением тех, которые вызваны миграционными и гнездовыми изменениями видового населения.

В результате межвидового сравнения фенофондов аналогичных структур удалось выяснить, что у четырех рассмотренных видов (большая синица, лазоревка, мухоловка-пеструшка, скворец) имеются общие неметрические вариации, однако их значения в большинстве случаев оказываются видоспецифическими. Разработанные схемы выделения фенов фолидоза пригодны для работы с видами одного семейства. Например, для большой синицы и лазоревки можно использовать единую фенетическую схему. Для характеристики видов разных семейств необходимы и разные фенетические схемы. Исключением являются лишь признаки, касающиеся числа щитков на пальцах ног.

При обработке данных отмечено значительно большее разнообразие особенностей фолидоза у большой синицы и лазоревки по сравнению с мухоловкой-пеструшкой и скворцом. Это еще раз подтверждает положение о том, что дальние мигранты с большим углом разлета и рассеиванием по зимовочным областям имеют слабо выраженную внутривидовую изменчивость.

АНАЛИЗ ФЕНОФОНДА БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ

При сравнении фенофондов перспективным представляется применение показателей, специально разработанных для целей фенетики популяций. Оценить степень разнообразия фенофондов исследуемых выборочных совокупностей позволяет показатель, выражающийся средним числом вариаций признака (μ), обнаруженным в данной выборке. Структуру разнообразия выборочных фенофондов характеризует доля редких фенов (h) в выборках (Животовский, 1979, 1982).

Анализ шести выборок большой синицы по совокупности пяти меристических признаков фолидоза (табл. 1) показал, что характер разнообразия различен. Наиболее разнообразны III и VII выборки, наименее — I и II выборки. V и VI занимают промежуточ-

Таблица 1

Характеристика разнообразия выборок большой синицы *Parus major* по совокупности меристических признаков

Выборка	<i>n</i>	Среднее число фенов, μ	Доля редких фенов, <i>h</i>
I	34	$2,78 \pm 0,130$	$0,268 \pm 0,034$
II	22	$2,83 \pm 0,118$	$0,168 \pm 0,035$
III	66	$3,33 \pm 0,110$	$0,243 \pm 0,025$
V	25	$2,97 \pm 0,102$	$0,127 \pm 0,030$
VI	41	$2,92 \pm 0,117$	$0,232 \pm 0,031$
VII	45	$3,62 \pm 0,116$	$0,177 \pm 0,026$

Таблица 2

Характеристика разнообразия выборок большой синицы *Parus major* по совокупности альтернативных признаков

Выборка	<i>n</i>	Среднее число фенов, μ	Доля редких фенов, <i>h</i>
I	34	$1,84 \pm 0,059$	$0,200 \pm 0,026$
II	22	$1,72 \pm 0,059$	$0,140 \pm 0,030$
III	66	$2,10 \pm 0,037$	$0,125 \pm 0,015$
V	25	$1,97 \pm 0,061$	$0,144 \pm 0,027$
VI	41	$1,89 \pm 0,052$	$0,178 \pm 0,023$
VII	45	$1,84 \pm 0,043$	$0,124 \pm 0,021$

ное положение. По доле редких фенов выделяются две группировки, имеющие сходную структуру. В одну входят I, III и VI выборки, в другую — II, V и VII. Для первой группировки характерно более высокое содержание редких фенов.

По 13 альтернативным признакам (табл. 2) разница в характере разнообразия и структурные различия менее заметны. Однако имеется некоторое сходство с предыдущей группой признаков. Как и по меристическим, здесь наиболее разнообразна III выборка, наименее — II. По среднему числу фенов близки I, II, VI и VII выборки, V занимает промежуточное положение. Сходную структуру по альтернативным признакам в отличие от меристических имеют три группы выборок: I и VI, II и V, III и VII. Для первой группы характерно наибольшее содержание доли редких фенов, для третьей — наименьшее. Вторая группа занимает промежуточное положение.

Различия по признакам элементов рисунка рулевых перьев (табл. 3) менее заметны, чем по меристическим и альтернативным признакам фоллидоза. Структура рассматриваемых выборок по этим признакам сходная.

Таблица 3

Характеристика разнообразия выборок большой синицы по сумме признаков рисунка рулевых перьев

Выборка	<i>n</i>	Среднее число фенов, \bar{x}	Доля редких фенов, <i>h</i>
I	22	$2,07 \pm 0,090$	$0,770 \pm 0,040$
II	19	$1,51 \pm 0,118$	$0,784 \pm 0,067$
III	56	$1,81 \pm 0,108$	$0,799 \pm 0,048$
V	17	$1,75 \pm 0,127$	$0,781 \pm 0,064$
VI	34	$1,83 \pm 0,124$	$0,797 \pm 0,055$
VII	24	$1,80 \pm 0,102$	$0,775 \pm 0,051$

Проведенная оценка разнообразия исследуемых видов совокупностей позволяет говорить о том, что в большинстве случаев эти совокупности имеют различный набор фенов и структуру фенофонда. В то же время имеется некоторое сходство показателей в отдельных группах выборок по разным совокупностям признаков.

Анализ пространственных особенностей признаков фоллидоза и рисунка рулевых перьев показал неравномерность распределения обеих групп признаков в пределах исследуемой территории. Различна и концентрация фенов в отдельных выборках. Несмотря на то что указанные признаки характеризуют две морфологически различные структуры (фоллидоз и рисунок пера), по ним получены сходные показатели фенофондов.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СХОДСТВА ВНУТРИВИДОВЫХ ГРУПП

Для выяснения сходства пространственных группировок по выборочным значениям изучаемых признаков применяются показатель сходства (*r*) и критерий идентичности (*J*) (Животовский, 1982). Материал, полученный в результате обработки данных шести упоминавшихся выше выборок большой синицы, свидетельствует о том, что наибольшее значение показателя сходства (0,968) по пяти меристическим признакам (табл. 4) отмечено между III и VI выборками, а наименьшее значение этого показателя (0,737) характеризует отношения между V и VII выборками.

Наибольшее значение показателя сходства (0,982) по всей совокупности альтернативных признаков (табл. 5) зарегистрировано между I и VII выборками, наименьшее (0,916) — между II и III выборками. Подавляющее большинство сравниваемых выборок достоверно отличаются друг от друга.

По всей группе фенов рисунка рулевых перьев наибольшее значение показателя сходства (0,984) отмечено (табл. 6) между

Таблица 4

Показатели сходства и критерии идентичности выборок большой синицы по сумме меристических признаков (выше диагонали оценки показателя сходства, ниже — значения критерия идентичности)

Выборка	I	II	III	V	VI	VII
I	—	0,960	0,910	0,743	0,925	0,897
II	20,10	—	0,896	0,771	0,899	0,878
III	72,88 ⁺	59,15 ⁺	—	0,778	0,968	0,849
V	135,27 ⁺	90,42 ⁺	143,90 ⁺	—	0,881	0,737
VI	41,33 ⁺	45,18 ⁺	26,50 ⁺	56,16 ⁺	—	0,858
VII	52,06 ⁺	45,05 ⁺	135,08 ⁺	117,25 ⁺	84,28 ⁺	—

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6 «+» означает $p > 0,005$.

Таблица 5

Показатели сходства (r) и критерии идентичности (J) выборок большой синицы по сумме альтернативных признаков

Выборка	I	II	III	V	VI	VII
I	—	0,946	0,950	0,974	0,979	0,982
II	31,22 ⁺	—	0,916	0,957	0,949	0,964
III	71,80 ⁺	61,52 ⁺	—	0,947	0,968	0,919
V	20,88 ⁺	17,35 ⁺	49,68 ⁺	—	0,959	0,976
VI	18,60 ⁺	27,62 ⁺	44,92 ⁺	23,57 ⁺	—	0,951
VII	17,68 ⁺	16,01 ⁺	120,63 ⁺	17,46 ⁺	38,62 ⁺	—

I и VI выборками, наименьшее (0,657) характеризует отношения II и III выборок. Достоверные различия отсутствуют лишь между выборками одной пары (I и VI).

Различия, выявленные между анализирувавшимися выборками, указывают на неоднородность видового населения и существование внутривидовых группировок, что свидетельствует о сложной интегрированности населения исследуемого вида.

Выше были рассмотрены некоторые возможные пути применения фенетического подхода в изучении внутривидовой и популяционной изменчивости птиц. Естественно, все они требуют дальнейшей разработки, уточнения и дополнения. Не менее важным является выяснение особенностей биотопического распределения фенотипов, их адаптивности, связи с количественными признаками, изменчивости фенотипов во временном ряду наблюдений и т. д., что невозможно оговорить в рамках одной статьи. Но одно сегодня уже ясно: фенетический подход является одним из не-

Таблица 6

Показатели сходства (r) и критерии идентичности (J) выборок большой синицы по сумме признаков рисунка рулевых перьев

Выборка	I	II	III	V	VI	VII
I	—	0,685	0,919	0,889	0,984	0,821
II	21,12 ⁺	—	0,657	0,611	0,637	0,638
III	31,33 ⁺	25,31 ⁺	—	0,814	0,956	0,773
V	32,91 ⁺	38,83 ⁺	67,29 ⁺	—	0,786	0,579
VI	7,08	30,13 ⁺	28,75 ⁺	73,45 ⁺	—	0,840
VII	50,23 ⁺	22,56 ⁺	99,72 ⁺	38,05 ⁺	61,79 ⁺	—

многих, позволяющих выявлять пространственно-фенетическую (а опосредованно генетическую) структуру населения птиц с большой точностью при относительно малых затратах сил и времени.

ЛИТЕРАТУРА

- Береговой В. Н. Географическая изменчивость интерьерных признаков трех видов рода *Motacilla*//Зоол. журнал. 1964. Т. 43, вып. 9. С. 1361—1365.
- Добринский Л. Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981. 123 с.
- Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40. № 4. С. 587—602.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—44.
- Корякин А. С., Краснов Ю. В., Татаринкова И. П., Шкляревич Ф. И. О популяционной структуре обыкновенной гаги *Somateria mollissima* на Северо-Западе СССР//Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 7. С. 1107—1110.
- Куранов В. Д. Особенности биологии сороки в условиях крупного города. 4. Фенетический анализ слетков сороки из городской и пригородной зон. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1983. 42 с. Рукопись деп. в ВНИИТИ 3.10.83, № 5448—83 Деп.
- Лебедева Л. А. Фенетическая характеристика окраски и рисунка яиц речной крачки (*Sterna hirundo*)//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 190—191.
- Лихацкий Ю. П. Пространственная изменчивость фоллидоза большой синицы и мухоловки-пеструшки в Воронежском заповеднике//Экология. 1985. № 5. С. 59—63.
- Лихацкий Ю. П. Оценка фенетических отношений пространственных группировок у птиц по элементам рисунка рулевых перьев: (На примере *Parus major*) // Экология. 1986. № 6. С. 125—131.
- Марголин В. А., Стрельцов А. Б. К изучению фенотипической изменчивости сороки//7-я Всесоюз. орнитол. конф.: Тез. докл. Киев, 1977. Ч. 1. С. 17.
- Москвитин С. С., Ксенц А. С. О различии основных окрасочных морф синантропных *Columba livia* по ряду экстерьерных и интерьерных характеристик//Экология. 1982. № 5. С. 72—73.
- Обухова Н. Ю., Креславский А. Г. Изменчивость и наследование окраски у сизых голубей // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 233—244.
- Серебровский А. С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных СССР//Науч. слово. 1928. № 9. С. 3—22.
- Султанов Э. Г. Песня птиц как генетический маркер популяций//Фенетика популяций. М.: Наука, 1985. С. 199—200.

- Яблоков А. В., Валецкий А. В. Об изучении изменчивости меристических признаков птиц//Зоол. журн. 1970. Т. 49, № 1. С. 121—130.
- Яблоков А. В., Валецкий А. В. Изменчивость структур пера и окраски яиц у некоторых птиц//Зоол. журн. 1972. Т. 41, вып. 2. С. 248—258.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. шк., 1985. 157 с.
- Scott P. The wild swans of Slimbridge. Slimbridge: Wildfowl Trust, 1976. P. 1—14.

УДК 575.17

РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ФЕНЕТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МОРСКИХ КОТИКОВ CALLORHINUS URSINUS

Г. А. НЕСТЕРОВ

Камчатское отделение Тихоокеанского
научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии, Петропавловск-Камчатский

Для рационального ведения котикового хозяйства необходимо знать не только границы популяций, но и отдельные внутри-популяционные группировки этих животных, их взаимосвязь, сходство и различие.

Такие внутрипопуляционные группировки возможно выделить современными методами. Коротко остановимся на некоторых из них

1. Мечение. Выделение отдельных группировок при помощи мечения хотя и возможно, но не дает полной картины взаимосвязи, сходства и различия животных по отдельным признакам, несущим экологическую информацию. Результаты исследований во многом зависят от качества мечения, выживаемости помеченных зверей. Значительная потеря меток животными, определение их возраста только по забитым животным дают искаженную картину.

2. Биохимический метод. Его особенностью является близость к генам (Яблоков, 1982; Изюмов и др., 1982; Паюсова, 1985; Слынько, 1985). В связи с этим для характеристики определенного генотипа необходимо использовать в анализе значительное число биохимических признаков. Существующие в настоящее время методические и технические возможности позволяют использовать в анализе лишь несколько десятков генов, что недостаточно для индивидуальной характеристики генотипа.

3. Фенетический метод. Он позволяет значительно шире охватить генотип. Выделение многочисленных фенов дает возможность не только определить качественную (генотипическую) разнородность группировок, но и подойти к индивидуальному опознанию животных. Кроме того, фенетический метод более прост

для исследователя и не требует сложного специального оборудования.

В настоящее время фенетический метод изучения животных получает все большее распространение. Благодаря этому методу уже имеются многочисленные данные по современному состоянию и тенденциям изменения различных популяций (по ластоногим — Нестеров, 1984, 1985; Соболевский, 1984; Федосеев, 1985).

По фенетическим признакам ластов уже дифференцированы котики, обитающие на островах Беринга, Медном, Тюленьем (СССР), а также на островах Св. Павла и Св. Георгия (США). Кроме того, определено фенетическое сходство и различие внутрипопуляционных группировок котиков на лежбищах о-ва Беринга (Нестеров, 1977, 1981).

Для получения полной картины пространственной структуры командорских котиков подобные исследования были проведены на лежбищах о-ва Медный.

Материалом для настоящей работы послужили фотографии передних ластов детенышей котиков в количестве 166 экз. с Северного лежбища, с Северо-Западного лежбища (о-в Беринга, 82 экз.), с Юго-Восточного лежбища (171 экз.) и с Урильского лежбища (о-в Медный, 48 экз.).

ДИСКРЕТНЫЕ ВАРИАЦИИ (ФЕНЫ) В ОТОРОЧКЕ ЛАСТОВ

Передний лап котика имеет 5 пальцев, соединенных воедино кожно-хрящевой тканью. Каждый палец имеет кожные выросты («лепестки») в количестве от одного до трех, иногда лепестки отсутствуют. Вариации форм и размер лепестков каждого пальца, их расположения и выделялись в качестве дискретных вариаций.

Оторочка пальца I (рис. 1). Обычно состоит из двух лепестков с разделяющей вырезкой снизу лапца (а), редко сбоку (б), иногда вырезка отсутствует и лепесток пальца представляет единое целое. У первого пальца встречаются также три лепестка с вырезкой снизу и сбоку лапца (в). Кроме этих вариантов, были выделены в пальце еще три хорошо различаемые вариации: г — левый лепесток (вершина лапца) не достигает касательной линии (АВ), соединяющей выступающие вершины лепестков пальцев I и IV; д — вершины левого и правого лепестков касаются этой линии; е — вершина правого лепестка не достигает касательной линии.

Оторочка пальца II. Может состоять из двух лепестков (а, б, в), трех маленьких выростов (г). Иногда встречается положение, когда вершины лепестков отсутствуют, представляя общий большой вырост (д) или прямую линию (е). Выделены четкие варианты, когда касательной линии АВ достигает вершина левого (а), правого (б) лепестков или оба лепестка доходят до этой линии (в).

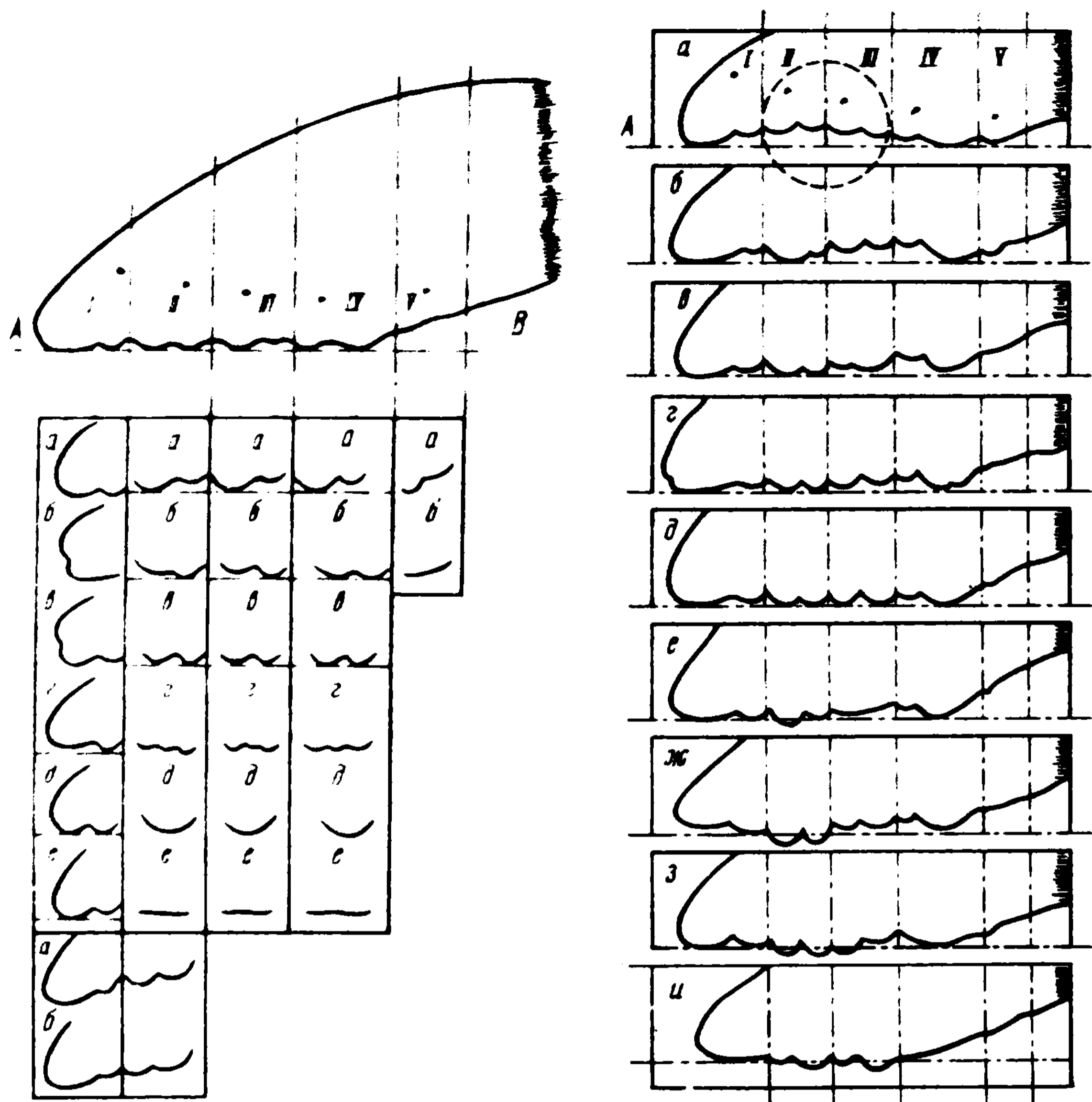


Рис. 1. Вариации формы края переднего лапа морских котиков (см. текст)

Рис. 2. Вариации формы «лепестков» II и III пальцев переднего лапа морских котиков (см. текст)

Оторочки пальцев III и IV. Выделяются такие же варианты признаков, как и в пальце II.

Оторочка пальца V. Представлена двумя вариациями: а) хорошо выражен один лепесток, б) оба лепестка отсутствуют.

Дополнительно к этим «пальцевым» признакам были выделены еще два — по форме вырезки между лепестками пальцев I и II. Вырезка между ними бывает в форме трапеции (а) или острого угла (б). Наконец, по общей форме края лапа встречаются три вариации: соединение вершин оторочки лапа может образовывать вогнутую (а), прямую (д) и выгнутую (и) линию относительно касательной линии АВ (рис. 2). Были обнаружены следующие варианты по расположению лепестков пальцев II и III: а) вершины лепестков не выступают за указанную линию; вершина одного (б) из четырех лепестков достигает этой линии,

Таблица 1

Частота встречаемости фенов (%) в лапах морских котиков на лежбищах
Командорских островов

Код фена		Северное	Северо-Западное	Юго-Восточное	Урилье
I	а	43,0	51,9	42,7	47,9
	б	36,4	18,5	11,1	10,4
	в	20,6	29,6	46,2	41,7
	г	1,3	0	1,9	0
	д	13,8	15,8	12,1	4,2
	е	84,9	84,1	86,0	95,8
Между I и II	а	37,0	49,4	30,0	45,8
	б	63,0	50,6	70,0	54,2
II	а	66,3	73,5	69,6	72,9
	б	6,6	6,0	8,6	2,1
	в	17,5	9,7	10,9	2,1
	г	6,6	9,6	9,1	22,9
	д	3,0	1,2	1,6	0
	е	0	0	0	0
III	а	47,9	55,4	59,9	39,6
	б	8,4	6,0	7,8	4,2
	в	12,0	10,9	10,1	6,2
	г	6,6	3,6	11,3	20,8
	д	18,5	21,7	8,0	29,2
	е	6,6	2,4	2,9	0
IV	а	4,3	3,7	3,5	10,4
	б	45,1	34,6	52,6	47,9
	в	6,1	6,2	5,3	10,4
	г	23,2	35,8	21,6	12,5
	д	14,0	12,3	12,9	18,8
	е	7,3	7,4	4,1	0
V	а	15,3	18,0	21,8	37,5
	б	84,7	82,0	78,2	62,5
II+III	а	35,6	26,8	32,1	29,2
	б	10,2	12,2	14,9	8,3
	в	7,7	11,0	9,0	2,1
	г	3,0	2,4	2,2	0
	д	2,7	0	1,6	0
	е	13,6	19,6	16,8	10,4
	ж	12,8	14,6	10,0	18,7
	з	7,2	2,4	6,9	14,6
	и	7,7	11,0	6,5	16,7

Таблица 2

Показатели сходства (r) и критерии идентичности (I) для котиков Командорских островов

Выборка	Сравниваемые попарно		
	Северное— Северо-Западное	Северное— Юго-Восточное	Северное—Урилье
I_1	9,6	40,6	17,6
$r_1 \pm S_{r_1}$	$0,97 \pm 0,014$	$0,93 \pm 0,019$	$0,94 \pm 0,028$
I_2	2,4	0,9	6,5
$r_2 \pm S_{r_2}$	$0,99 \pm 0,007$	$0,99 \pm 0,003$	$0,97 \pm 0,017$
I_3	3,2	1,8	1,3
$r_3 \pm S_{r_3}$	$0,99 \pm 0,008$	$0,99 \pm 0,004$	$0,99 \pm 0,007$
I_4	4,2	3,4	24,8
$r_4 \pm S_{r_4}$	$0,99 \pm 0,009$	$0,99 \pm 0,005$	$0,91 \pm 0,033$
I_5	5,7	13,7	21,1
$r_5 \pm S_{r_5}$	$0,98 \pm 0,011$	$0,97 \pm 0,053$	$0,92 \pm 0,185$
I_6	6,9	6,5	17,5
$r_6 \pm S_{r_6}$	$0,98 \pm 0,017$	$0,98 \pm 0,007$	$0,94 \pm 0,028$
I_7	0,4	2,8	9,8
$r_7 \pm S_{r_7}$	$0,99 \pm 0,003$	$0,99 \pm 0,017$	$0,96 \pm 0,021$
I_8	8,4	1,1	15,8
$r_8 \pm S_{r_8}$	$0,98 \pm 0,013$	$0,99 \pm 0,003$	$0,94 \pm 0,026$
I_{1-8}	40,8	70,8	114,4
$r \pm S_r$	$0,98 \pm 0,004$	$0,97 \pm 0,008$	$0,94 \pm 0,029$

двух (в), трех (г) или четырех (д); в том случае, когда касательная АВ пересекает лепестки: — вариант е — при пересечении одного лепестка, ж — двух, з — трех, и — четырех.

Таким образом, по форме переднего лапа выделяется 37 дискретных вариантов, соответствующих определению фена.

ВЫДЕЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК

Как видно из табл. 1, частота встречаемости выделенных фен-ов в передних лапах у котиков, обитающих на разных лежбищах Командорских островов, довольно сильно варьирует.

Показатель сходства r и критерий идентичности I использовались для сравнения и определения попарного сходства группировок котиков на всех четырех лежбищах Командорских островов. Полученные результаты приведены в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что по фенам пальца I незначимо различаются котики Юго-Восточного и Урильего лежбищ о-ва Медный и значимо — животные Северного лежбища о-ва Беринга и Юго-Восточного лежбища о-ва Медный. В выборке 2 того же пальца

группировки котиков на лежбищах		
Северо-Западное— Юго-Восточное	Северо-Западное— Урилье	Юго-Восточное—Урилье
6,7 $0,98 \pm 0,012$	2,8 $0,98 \pm 0,014$	0,4 $0,99 \pm 0,004$
5,1 $0,98 \pm 0,010$	5,4 $0,97 \pm 0,019$	6,7 $0,97 \pm 0,017$
8,5 $0,98 \pm 0,013$	0,1 $0,99 \pm 0,002$	4,1 $0,98 \pm 0,013$
0,9 $0,99 \pm 0,004$	10,2 $0,95 \pm 0,026$	16,3 $0,94 \pm 0,027$
12,5 $0,97 \pm 0,016$	13,8 $0,94 \pm 0,030$	21,6 $0,92 \pm 0,030$
9,2 $0,97 \pm 0,013$	19,9 $0,91 \pm 0,036$	13,1 $0,95 \pm 0,024$
0,6 $0,99 \pm 0,035$	5,6 $0,97 \pm 0,019$	4,1 $0,98 \pm 0,013$
12,1 $0,97 \pm 0,015$	17,9 $0,92 \pm 0,034$	21,6 $0,92 \pm 0,030$
55,6 $0,97 \pm 0,006$	75,7 $0,95 \pm 0,009$	87,9 $0,95 \pm 0,008$

наибольшее сходство имеют звери Северного и Юго-Восточного и наименьшее — Юго-Восточного и Урильского лежбищ. По фенам, расположенным между I и II пальцами, незначимо различаются котики Северо-Западного и Урильского лежбищ (первое расположение на о-ве Беринга, второе — на о-ве Медный) и значимо — Северо-Западного и Юго-Восточного лежбищ. По фенам пальца II наибольшее сходство имеют животные, обитающие на Северо-Западном и Юго-Восточном лежбищах, и наименьшее — на Северном и Урильем. По фенам пальца III наиболее близки котики Северного и Северо-Западного лежбищ и меньше всего сходны звери на Юго-Восточном и Урильем лежбищах. По фенам пальца IV наибольшее сходство имеют животные Северного и Юго-Восточного лежбищ и наименьшее — Северо-Западного и Урильского. По фенам пальца V незначимо различаются котики Северного и Северо-Западного лежбищ и значимо — Северного и Урильского лежбищ. И наконец, по фенам II и III пальцев вместе ближе всего стоят животные Северного и Юго-Восточного лежбищ и дальше — звери Юго-Восточного и Урильского.

В целом по фенам всех сравниваемых выборок наибольшее сходство имеют котики, обитающие на Северном и Северо-За-

Характеристика разнообразия командорских котиков по частотам фенотипов *

Группа фенов	Лежбище	Среднее число фенотипов	Доля редких фенотипов
I а—в	С	$2,94 \pm 0,033$	$0,021 \pm 0,011$
	С-З	$2,87 \pm 0,068$	$0,045 \pm 0,023$
	Ю-В	$2,77 \pm 0,061$	$0,076 \pm 0,020$
	У	$2,75 \pm 0,121$	$0,085 \pm 0,040$
I г—е	С	$1,95 \pm 0,111$	$0,350 \pm 0,037$
	С-З	$1,99 \pm 0,156$	$0,336 \pm 0,052$
	Ю-В	$2,00 \pm 0,108$	$0,333 \pm 0,036$
	У	$1,39 \pm 0,216$	$0,536 \pm 0,072$
I—II а—б	С	$1,96 \pm 0,020$	$0,017 \pm 0,010$
	С-З	$1,99 \pm 0,005$	$0,001 \pm 0,002$
	Ю-В	$1,92 \pm 0,031$	$0,040 \pm 0,015$
	У	$1,99 \pm 0,012$	$0,002 \pm 0,006$
II а—е	С	$3,76 \pm 0,225$	$0,373 \pm 0,037$
	С-З	$3,38 \pm 0,328$	$0,437 \pm 0,055$
	Ю-В	$3,78 \pm 0,221$	$0,369 \pm 0,037$
	У	$2,61 \pm 0,429$	$0,564 \pm 0,071$
III а—е	С	$5,23 \pm 0,156$	$0,128 \pm 0,026$
	С-З	$4,53 \pm 0,285$	$0,245 \pm 0,047$
	Ю-В	$4,67 \pm 0,190$	$0,222 \pm 0,032$
	У	$4,30 \pm 0,390$	$0,283 \pm 0,065$
IV а—е	С	$4,99 \pm 0,174$	$0,168 \pm 0,029$
	С-З	$5,05 \pm 0,242$	$0,158 \pm 0,043$
	Ю-В	$4,64 \pm 0,192$	$0,226 \pm 0,032$
	У	$4,50 \pm 0,375$	$0,250 \pm 0,062$
V а—б	С	$1,71 \pm 0,054$	$0,143 \pm 0,027$
	С-З	$1,77 \pm 0,070$	$0,116 \pm 0,035$
	Ю-В	$1,83 \pm 0,043$	$0,086 \pm 0,021$
	У	$1,96 \pm 0,038$	$0,018 \pm 0,019$
II—III а—и	С	$7,99 \pm 0,220$	$0,112 \pm 0,024$
	С-З	$6,94 \pm 0,417$	$0,228 \pm 0,046$
	Ю-В	$7,69 \pm 0,242$	$0,145 \pm 0,027$
	У	$6,32 \pm 0,594$	$0,297 \pm 0,066$
По всем группам	С	$3,82 \pm 0,073$	$0,175 \pm 0,016$
	С-З	$3,56 \pm 0,096$	$0,229 \pm 0,021$
	Ю-В	$3,66 \pm 0,223$	$0,208 \pm 0,048$
	У	$3,23 \pm 0,229$	$0,302 \pm 0,049$

* С — Северное, С-З — Северо-Западное, Ю-В — Юго-Восточное, У — Урилье лежбище.

падном лежбищах о-ва Беринга, и наименьшее — на Северном лежбище о-ва Беринга и Урильем — о-ва Медный.

По степени разнообразия (Животовский, 1982), по частотам фенотипов (табл. 3), по среднему числу фенотипов I пальца незначимо различаются котики Урильего и Юго-Восточного лежбищ о-ва Медный, но доля редких фенотипов у них выше, чем у зверей, обитающих на Северном и Северо-Западном лежбищах о-ва Беринга. Степень разнообразия фенотипов II пальца одинакова у котиков на Юго-Восточном и Северо-Западном лежбищах и выше, чем у животных Урильего лежбища, и т. д.

В целом наибольшее среднее число вариаций типов обнаружено у котиков Северного лежбища и наименьшее — Урильего; доля же редких фенотипов, наоборот, выше на Урильем лежбище и ниже на Северном.

Можно видеть, что по степени выраженности фенетических признаков в оторочке лап котики, обитающие на лежбищах островов Беринга и Медный, имеют больше различий, чем сходства. Особенно это касается зверей Северного лежбища о-ва Беринга и Урильего лежбища о-ва Медный. На первом из 37 выделенных фенотипов встречено 36, а на втором — только 30 (см. табл. 1).

По критерию идентичности и показателю сходства фенетических признаков в оторочке лап наиболее близки котики Северного и Северо-Западного лежбищ о-ва Беринга и далеки — Северного лежбища о-ва Беринга и Урильего лежбища о-ва Медный.

ЛИТЕРАТУРА

- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—45.
- Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Яковлев В. Н. Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus*) водоемов Верхней Волги//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 222—233.
- Нестеров Г. А. Индивидуальное опознание морских котиков по внешним признакам//Морские млекопитающие Тихого океана. Владивосток, 1977. С. 67—71.
- Нестеров Г. А. Индивидуальное опознание морских котиков по дерматоглифике//Природа. 1981. № 7. С. 114—115.
- Нестеров Г. А., Болтнев А. И. О дифференциации популяций северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*)//Морские млекопитающие Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С. 121—126.
- Нестеров Г. А. Выделение неметрических признаков-маркеров в строении оторочки передних лап северного морского котика//Фенетика популяций. М.: Наука, 1985. С. 256—257.
- Паюсова А. Н. Использование биохимических маркеров для генетического анализа двух сообществ белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix*) от искусственного и естественного нереста//Фенетика популяций. М.: Наука, 1985. С. 159—161.
- Слынько Ю. В. Сопоставление генетико-биохимических и фенетических данных при анализе внутривидовой структуры леща//Фенетика популяций. М.: Наука, 1985. С. 164—165.
- Федосеев Г. А. Краниологические (фенетические) особенности популяционных

группировок тюленей и их экологическая обусловленность в Охотском море//Фенетика популяций. М.: Наука, 1985. С. 257—259.
Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 3—14.

УДК 575.17

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ДЕРМАТОГЛИФИКЕ НАСЕЛЕНИЯ ИНДИИ

Г. Л. ХИТЬ

Институт этнографии АН СССР, Москва

Индия — одна из немногих стран, где дерматоглифическими исследованиями охвачена основная часть населения (краткая сводка: Singh, Bhasin, 1979). К сожалению, опубликованные материалы сильно различаются по набору признаков и зачастую носят крайне фрагментарный характер. Это резко сокращает возможности сравнительного анализа. Между тем данные о кожном рельефе могли бы сыграть неocenимую роль в изучении формирования расового состава Индии, уникального по своему богатству. В пределах индийского субконтинента живут представители трех больших рас человечества — европеоидной, монголоидной и экваториальной. Самыми древними аборигенами Индии, ранее заселявшими и более северные территории, считают население австралоидного, точнее, веддоидного типа, занимающее центр и восток страны и о-в Шри-Ланка. Значительная часть Южной Индии занята населением, сочетающим индо-австралоидные и европеоидные черты (так называемый дравидийский тип). На северо-западе страны распространен европеоидный индо-средиземноморский тип, более темнокрашенный по сравнению с народами Средиземноморского бассейна. Наконец, в предгорьях Гималаев живут представители монголоидной расы — как типичных, так и смешанных ее вариантов (Malhotra, 1978).

В течение нескольких полевых сезонов в стране работала комплексная советско-индийская антропологическая экспедиция, собравшая огромный дерматоглифический материал. Индийские специалисты, обладатели этих коллекций, систематически публикуют результаты анализа, выполненного, как правило, на количественных признаках (например, Малхотра и др., 1982; Чакраборти и др., 1982).

Советские участники лишь однажды, в течение полевого сезона 1974/75 г., имели возможность продублировать дерматоглифическую программу и привезти в СССР 10 собранных серий отпечатков. Материал был определен по описательной программе, проанализирован и опубликован (Хить и др., 1982). Во время полевых исследований весной 1983 г. благодаря инициативе главы экспедиции М. Г. Абдушелишвили по трем из большого ко-

личества изученных групп были сделаны дубликаты отпечатков. Данная статья содержит результаты расово-антропологического анализа этих серий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Были исследованы мужчины трех дравидоязычных групп Южной Индии:

Брахманы-айянгары (102 человека, штат Тамилнаду, Сривиллипутур);

Лингаяты (96 человек, штат Майсор, несколько селений) и

Урали (105 человек, штат Керала, округ Айдуккт, несколько селений).

По расовому типу две первые группы принадлежат к дравидоидной расе, в то время как урали характеризуются чертами индо-австралоидной (веддоидной) расы.

Отпечатки читались по методике Камминса и Мидло, система осевых ладонных трирадиусов определялась по способу Шармы (Cummins, Midlo, 1961; Sharma, 1964). Анализ основывается на применении межгрупповой евразийской шкалы популяционных средних, установленной по данным более чем 300 выборок, и состоит из трех независимых методов, разработанных автором (Хить, 1983).

1. Типологическая классификация выборок по форме комбинационных полигонов.

2. Вычисление генерализованного параметра различий (обобщенное дерматоглифическое расстояние — ОДР) по способу Дебеца-Иерно как средней из нормированных разниц по отдельным признакам (разницы выражены в процентах евразийской межгрупповой амплитуды). При этом число признаков ограничивалось пятью ключевыми (дельтовый индекс — Dl_{10} , индекс Камминса — I_c , осевой трирадиус ладони — t , узорность гипотенара — Ну и суммарный процент добавочных межпальцевых трирадиусов — ДМТ). Соответствующие амплитуды — 5, 11; 3,2; 51,4; 38,4; 44,2. Достоверность ОДР тестировалась при помощи t -критерия Стьюдента по формуле

$$t = \frac{d}{s \sqrt{\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2}}},$$

где d — ОДР, N_1 и N_2 — численности групп, S — стандартное квадратическое отклонение суммарного вариационного ряда внутрирасовых межэтнических ОДР, равное 6,35. Для количественной оценки величин ОДР применялись оценочные категории, разработанные на материалах внутрирасового этнического уровня. На основе матрицы ОДР парно-групповым способом со взвешиванием проводилась кластеризация и строились дендрограммы.

группировок тюленей и их экологическая обусловленность в Охотском море//Фенетика популяций. М.: Наука, 1985. С. 257—259.
Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 3—14.

УДК 575.17

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ДЕРМАТОГЛИФИКЕ НАСЕЛЕНИЯ ИНДИИ

Г. Л. ХИТЬ

Институт этнографии АН СССР, Москва

Индия — одна из немногих стран, где дерматоглифическими исследованиями охвачена основная часть населения (краткая сводка: Singh, Bhasin, 1979). К сожалению, опубликованные материалы сильно различаются по набору признаков и зачастую носят крайне фрагментарный характер. Это резко сокращает возможности сравнительного анализа. Между тем данные о кожном рельефе могли бы сыграть неocenимую роль в изучении формирования расового состава Индии, уникального по своему богатству. В пределах индийского субконтинента живут представители трех больших рас человечества — европеоидной, монголоидной и экваториальной. Самыми древними аборигенами Индии, ранее заселявшими и более северные территории, считают население австралоидного, точнее, веддоидного типа, занимающее центр и восток страны и о-в Шри-Ланка. Значительная часть Южной Индии занята населением, сочетающим индо-австралоидные и европеоидные черты (так называемый дравидийский тип). На северо-западе страны распространен европеоидный индо-средиземноморский тип, более темноокрашенный по сравнению с народами Средиземноморского бассейна. Наконец, в предгорьях Гималаев живут представители монголоидной расы — как типичных, так и смешанных ее вариантов (Malhotra, 1978).

В течение нескольких полевых сезонов в стране работала комплексная советско-индийская антропологическая экспедиция, собравшая огромный дерматоглифический материал. Индийские специалисты, обладатели этих коллекций, систематически публикуют результаты анализа, выполненного, как правило, на количественных признаках (например, Малхотра и др., 1982; Чакраборти и др., 1982).

Советские участники лишь однажды, в течение полевого сезона 1974/75 г., имели возможность продублировать дерматоглифическую программу и привезти в СССР 10 собранных серий отпечатков. Материал был определен по описательной программе, проанализирован и опубликован (Хить и др., 1982). Во время полевых исследований весной 1983 г. благодаря инициативе главы экспедиции М. Г. Абдушелишвили по трем из большого ко-

личества изученных групп были сделаны дубликаты отпечатков. Данная статья содержит результаты расово-антропологического анализа этих серий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Были исследованы мужчины трех дравидоязычных групп Южной Индии:

Брахманы-айянгары (102 человека, штат Тамилнаду, Сривиллипутур);

Лингаяты (96 человек, штат Майсор, несколько селений) и

Урали (105 человек, штат Керала, округ Айдуккт, несколько селений).

По расовому типу две первые группы принадлежат к дравидоидной расе, в то время как урали характеризуются чертами индо-австралоидной (веддоидной) расы.

Отпечатки читались по методике Камминса и Мидло, система осевых ладонных трирадиусов определялась по способу Шармы (Cummins, Midlo, 1961; Sharma, 1964). Анализ основывается на применении межгрупповой евразийской шкалы популяционных средних, установленной по данным более чем 300 выборок, и состоит из трех независимых методов, разработанных автором (Хить, 1983).

1. Типологическая классификация выборок по форме комбинационных полигонов.

2. Вычисление генерализованного параметра различий (обобщенное дерматоглифическое расстояние — ОДР) по способу Дебеца-Иерно как средней из нормированных разниц по отдельным признакам (разницы выражены в процентах евразийской межгрупповой амплитуды). При этом число признаков ограничивалось пятью ключевыми (дельтовый индекс — DI_{10} , индекс Камминса — I_c , осевой трирадиус ладони — t , узорность гипотенара — H_u и суммарный процент добавочных межпальцевых трирадиусов — ДМТ). Соответствующие амплитуды — 5, 11; 3,2; 51,4; 38,4; 44,2. Достоверность ОДР тестировалась при помощи t -критерия Стьюдента по формуле

$$t = \frac{d}{S \sqrt{\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2}}},$$

где d — ОДР, N_1 и N_2 — численности групп, S — стандартное квадратическое отклонение суммарного вариационного ряда внутрирасовых межэтнических ОДР, равное 6,35. Для количественной оценки величин ОДР применялись оценочные категории, разработанные на материалах внутрирасового этнического уровня. На основе матрицы ОДР парно-групповым способом со взвешиванием проводилась кластеризация и строились дендрограммы.

3. Вычисление двух условных показателей выраженности расовой основы: австралоидного (АК) и южноевропеоидного (ЮЕК) комплексов. Метод предполагает наличие лишь двух расовых компонентов в составе рассматриваемой группы: европеоидного и индо-австралоидного в первом случае, северо- и южноевропеоидного — во втором. При этом учитывается расовый вектор, т. е. направление характерных различий между компонентами по каждому из пяти ключевых признаков (Хить, 1975, 1983). Процедура заключается в определении положения группы на евразийской шкале вариаций по каждому признаку и их комплексу. С этой целью вычисляется абсолютная разница между величиной признака в группе и лимитом евразийской амплитуды, принятым за 0%, далее эта разница выражается в процентах указанной амплитуды. В качестве 100%-ного лимита берутся максимально «австралоидный»¹ или «южноевропеоидный» лимиты евразийской амплитуды в зависимости от того, какой комплекс вычисляется. Усредненная сумма этих трансформированных значений признаков и дает величину искомого расового комплекса, представляющего собой, по существу, расовый модуль. Формулы для вычисления обоих комплексов, основанные на применении евразийской шкалы вариаций признаков в мужских группах, таковы:

$$\text{АК} = \frac{100}{5} \left(\frac{Dl_{10} - 10,87}{5,11} + \frac{9,68 + I_c}{3,2} + \frac{t - 43,8}{51,4} + \right. \\ \left. + \frac{45,7 - Hy}{38,4} + \frac{ДМТ - 2,4}{44,2} \right);$$

$$\text{ЮЕК} = \frac{100}{5} \left(\frac{Dl_{10} - 10,87}{5,11} + \frac{I_c - 6,48}{3,2} + \frac{95,2 - t}{51,4} + \right. \\ \left. + \frac{Hy - 7,3}{38,4} + \frac{ДМТ - 2,4}{44,2} \right).$$

РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА И ОБСУЖДЕНИЕ

Дерматоглифическая характеристика брахманов-айянгаров, лингаятов и урали дана в табл. 1—3. Все эти группы отличаются минимальным содержанием бездельтовых узоров на пальцах (от 1% у урали до 5% у айянгаров). Завитки составляют 31—43%, петли 52—64%. Дельтовый индекс невелик у айянгаров (12,6) и почти достигает 14 у двух остальных групп, взаимно сходных. Индекс Фуругаты колеблется от 47 у айянгаров до 83 у лингаятов.

¹ Отметим, что ранее градиент различий по частоте проксимального трирадиуса ладони между европеоидами и австралоидами Индии конструировался неверно, исходя из вынужденной аналогии последних с негроафриканцами из-за нехватки литературных данных (Хить, Долинова, Исмагулов, 1982). На самом деле признак чаще встречается у австралоидов.

Таблица 1

Признаки ладонного и пальцевого рельефов в трех изученных группах
(мужчины)

Признак	I	II	III	Признак	I	II	III
$A+T$	5,0	4,1	0,9	ДМТ—II	3,4	13,0	3,8
R	2,2	1,4	1,0	ДМТ—III	2,5	0,5	6,7
U	62,2	51,1	59,0	ДМТ—IV	13,7	31,2	22,9
$R+U$	64,4	52,5	60,0	ДМТ— Σ	19,6	44,7	33,4
W	30,6	43,4	39,1	t	64,1	65,0	78,5
Dl_{10}	12,56	13,93	13,82	t'	18,6	17,7	7,6
$(A/L) \cdot 100$	7,8	7,8	1,5	t''	2,0	5,7	0,5
$(A/W) \cdot 100$	16,3	9,4	2,3	tt'	6,9	6,2	3,3
$(W/L) \cdot 100$	47,5	82,7	65,2	tt''	6,9	3,1	6,7
H_y	28,4	27,1	47,1	$t't''$	—	1,0	0,5
Th/I	9,3	6,2	12,9	$tt't''$	1,0	0,5	0,5
II	4,9	10,9	2,9	0	—	—	0,5
III	43,1	39,6	28,1	tt	0,5	0,5	0,9
IV	42,6	60,9	82,4	ttt	—	—	0,5
I_c	8,25	8,13	6,02	$tt''t''$	—	—	0,5

Примечание. I — брахманы—айянгары, II — лингаиты, III — урало-алтайцы. I_c — индекс Камминса, ДМТ — добавочные межпальцевые трирадиусы.

Окончание главных ладонных линий отчетливо дифференцирует группы. Урало-алтайцы отличаются от остальных более косым ходом линий. У айянгаров линии заканчиваются выше, чем у лингаитов. Как прямое следствие этих различий индекс Камминса максимален у айянгаров (8,3), чуть ниже у лингаитов (8,1), в то время как у урало-алтайцев он беспрецедентно мал (6,0!). Обратное соотношение выборов наблюдаем по узорности IV подушечки, достигающей 82% у урало-алтайцев и всего 43% — у айянгаров. По частоте узорности III подушечки группы располагаются так же, как по величине индекса Камминса. На II подушечке узоры наиболее редки у урало-алтайцев и айянгаров (3—5%), а у лингаитов их число заметно увеличено (до 11%). Узорность тенара I межпальцевой подушечки варьирует от 6% у лингаитов до 13% у урало-алтайцев. По умеренной узорности гипотенара лингаиты и айянгары сходны (27—28%), в то время как у урало-алтайцев признак выражен гораздо сильнее (47%). Добавочные межпальцевые трирадиусы исключительно часты у лингаитов (45%), реже встречаются у урало-алтайцев (33%), наиболее редки у айянгаров (около 20%). Высокое содержание проксимального трирадиуса ладони (78%) отличает урало-алтайцев от остальных групп, которым свойственна умеренная частота признака (64—65%). Обратную картину можно видеть в отношении промежуточного трирадиуса (8% — с одной стороны, 17—18% — с другой). Для всех выборов характерно разнообра-

Таблица 2

Окончание главных ладонных линий в трех изученных группах (мужчины)

Признак		I	II	III	Признак		I	II	III
Линия А	1	11,3	8,3	24,3	Линия С	5	3,9	2,1	24,3
	2	—	—	—		5	12,7	16,7	21,4
	3	51,5	52,7	66,2		6	0,5	—	—
	4	9,3	10,9	6,2		7	17,7	18,7	21,4
	5	22,5	23,4	3,3		8	0,5	1,6	—
	5	4,9	4,7	—		9	45,6	44,8	27,2
	6	—	—	—		10	1,5	2,6	—
	7	0,5	—	—		11	2,4	1,6	—
Линия В	3	3,4	0,5	6,7	Х	10,8	8,8	4,3	
	4	0,5	—	8,6		0	4,4	3,1	1,4
	5	8,3	19,8	50,5	Линия Д	7	16,7	18,7	45,8
	5	15,7	28,6	17,1		8	0,5	1,0	0,9
	6	—	—	—		9	22,5	27,6	35,2
	7	52,5	48,5	17,1		10	8,3	8,9	6,2
	8	1,5	1,0	—		11	51,5	43,8	11,9
	9	18,1	1,6	—		13	0,5	—	—

Примечание. Обозначение групп как в табл.1.

Таблица 3

Типы окончания главных ладонных линий в трех изученных группах (мужчины)

Признак	Айянгары	Лингаяты	Урали
A_1 (1+2)	11,3	8,3	24,3
A_3 (3+4)	60,8	63,6	72,4
A_5 (5+6+7)	27,9	28,1	3,3
M_A	3,33	3,40	2,59
D_7 (7+8+X+0)	17,2	19,7	46,7
D_9 (9+10)	30,8	36,5	41,4
D_{11} (11+12+13)	52,0	43,8	11,9
M_D	9,70	9,43	8,30

зие комбинаций осевых трирадиусов ладони; здесь имеются почти все возможные сочетания, причем в довольно высокой пропорции: суммарный процент сложных трирадиусов колеблется от 11 до 15.

Как можно было заметить уже при беглом просмотре цифр, изученные индийские группы отчетливо неоднородны. Каков ха-

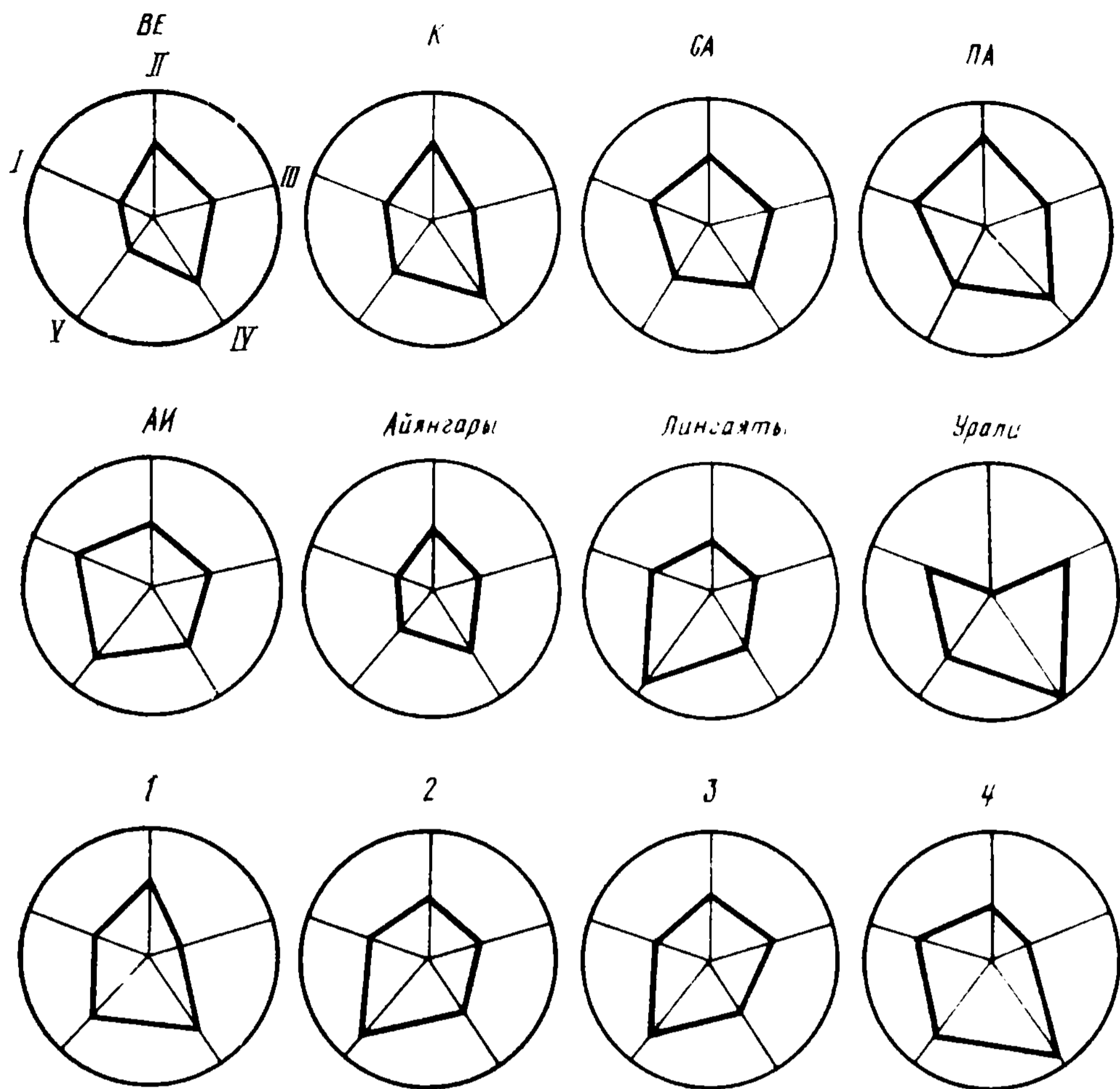


Рис. 1. Круговые дерматоглифические полигоны (мужские группы)

Радиусы: I — DI_{10} ; II — I_c ; III — t ; IV — Hu ; V — ДМТ. Центр круга соответствует минимальному, конец радиуса — максимальному лимиту евроазиатской шкалы популяционных средних (по: Хитъ, 1983). Европеиды: ВЕ — Восточной Европы (80 выборок), К — Кавказа (81 выборка), СА — Средней Азии (68 выборок), ПА — Передней Азии (30 выборок), АИ — австралоиды Индии (17 выборок). 1 — парсы Бомбея; 2 — брахманы дешастха ригведи; 3 — брахманы читпаван; 4 — каткари (по: Хитъ и др., 1982)

рактик этой гетерогенности? Обратимся к анализу ключевых признаков.

Комбинация основных элементов кожного рельефа резко разграничивает выборки (рис. 1). Столь же сильно и, судя по значениям t -критерия, высокодостоверно они различаются и по сумме признаков:

	ОДР	t_{St}	df	P
Урали—лингаяты	34,8	38,9	199	$>0,999$
Урали—айянгары	34,9	39,5	205	$>0,999$
Лингаяты—айянгары	18,2	20,2	196	$>0,999$

Наиболее сходны лингаяты и айянгары, однако величина ОДР, соотнесенная с уровнем межэтнических различий в евразийском масштабе, оценивается как большая. Но еще больше (почти вдвое) сумма различий урали с лингаятами и айянгарами.

Таблица 4

Матрица обобщенных дерматоглифических расстояний между индийскими и обобщенными группами (мужчины)

Группа	2	3	4	5	6	7	8
1. Урали	34,8	34,9	28,8	36,6	32,7	41,7	34,0
2. Лингаяты		18,2	10,4	20,5	16,7	22,8	18,2
3. Айянгарты			19,7	12,1	12,9	4,8	15,4
4. Австралоиды Индии				21,2	12,8	21,9	18,9
5. Европеоиды Кавказа					11,0	12,7	5,4
6. Европеоиды Средней Азии						12,7	9,9
7. Европеоиды Восточной Европы							16,0
8. Европеоиды Передней Азии							

попадающая в категорию сверхвысоких ОДР. Таким образом, все три группы очень разнородны, и основная причина этого заключается в специфичности дерматоглифического типа урали.

Рассмотрим индивидуальные особенности выборок с целью приблизиться к определению их расового состава (табл. 1, 4, см. рис. 1).

Айянгарты по величинам и комбинации признаков, а также по низкой величине австралоидного комплекса (40,3) наиболее сходны с восточноевропейской обобщенной выборкой. Сумма отличий айянгарт от последней без учета расовых градиентов признаков поразительно мала ($ОДР=4,8$). К «европейским» чертам айянгарт относятся низкий дельтовый индекс, небольшой процент проксимального трирадиуса ладони и добавочных межпальцевых трирадиусов, чуть повышенные значения индекса Камминса и узорности гипотенара. Применительно к айянгартам вычисление южноевропеоидного комплекса (ЮЕК) выглядит наиболее оправданным, так как европеоидный компонент здесь явно преобладает. Небольшая величина ЮЕК (48,5) также тесно сближает айянгарт с восточноевропейской группой (47,9).

Из индийских групп айянгарты наиболее сходны с парсами ($ОДР=13,3$, что соответствует почти малым различиям).

Лингаяты комбинируют повышенный дельтовый индекс и очень высокий процент добавочных межпальцевых трирадиусов с пониженными величинами остальных ключевых признаков. Эта группа наиболее сближена с обобщенной выборкой австралоидов Индии ($ОДР=10,4$), а следующая ступень сходства связывает ее с европеоидами Средней (16,1) и Передней Азии (18,2). Австралоидный комплекс у лингаятов гораздо выше по сравнению с айянгартами (58,5), равно как и южноевропеоидный (63,7). Как типологически, так и статистически, по сумме признаков, лингаяты тесно связаны с брахманскими группами —

дешастха ригведи и читпаванг (ОДР равны 6,7 и 7,7, что соответствует очень малым различиям). То же относится к величине австралоидного комплекса, составляющей у этих брахманских выборок 56,6 и 55,3.

Урали сочетают повышенные величины дельтового индекса, проксимального трирадиуса ладони и добавочных межпальцевых трирадиусов с экстремально малым индексом Камминса и сверхвысокой узорностью гипотенара. Значения обоих последних признаков у урали даже выходят за пределы евразийской шкалы, в масштабе которой проводился анализ. Комплекс отличий от южных (т. е. переднеазиатских, кавказских и среднеазиатских) европеоидов говорит о «суперавстралоидности» урали. Единственный признак, отдаляющий урали от индийских австралоидов и сближающий их с южными европеоидами, — чрезвычайно высокий процент узоров на гипотенаре: почти у половины обследованных обнаружены рисунки на этой подушечке. Тем не менее австралоидный комплекс у урали высок (61,4) и сравним лишь с таковым у австралоидов Индии (59,2). Отметим также полное совпадение частоты узорности тенарной подушечки у урали и австралоидов Индии (12,9%) — признака, варьирующего чрезвычайно широко внутри расы и группы. Подобное совпадение также имеет место в случае айянгаров и европеоидной расы в целом (9,3 и 9,9).

По комбинации признаков урали не имеют аналогий. По сумме признаков они сближаются с каткари (ОДР=26,1), но практически речь идет о громадных различиях, так как данная величина оценивается как очень большая по евразийскому масштабу. То же можно сказать по поводу сопоставления урали с генерализованными группами, привлеченными для сравнения: теснее всего урали связаны с австралоидами Индии (ОДР=28,8), хотя уровень сходства очень низок. От других расовых групп урали отличаются гораздо резче. Заслуживает внимания все-таки относительно меньшая дистанция урали от среднеазиатских и переднеазиатских европеоидов по сравнению с кавказскими и восточноевропейскими.

Все сказанное подытоживается кластеризацией наших индийских групп, произведенной на основе матрицы ОДР, в системе разных расовых вариантов (рис. 2). Айянгары по сумме признаков тесно сближены с восточноевропейской выборкой и входят в один кластер с европеоидами других регионов. Лингаиты образуют кластер с индийскими австралоидами, но различаются с ними вдвое, чем айянгары с восточноевропейцами. Урали абсолютно изолированы в этой системе, а на индивидуальном уровне, как указывалось, они ближе всего к каткари и к австралоидам Индии в целом, так что направление связей и здесь вполне ясно.

Сходную картину видим при сопоставлении по величине двух расовых комплексов (рис. 3). Здесь прежде всего привлекает внимание отчетливая дифференциация подразделений европеои-

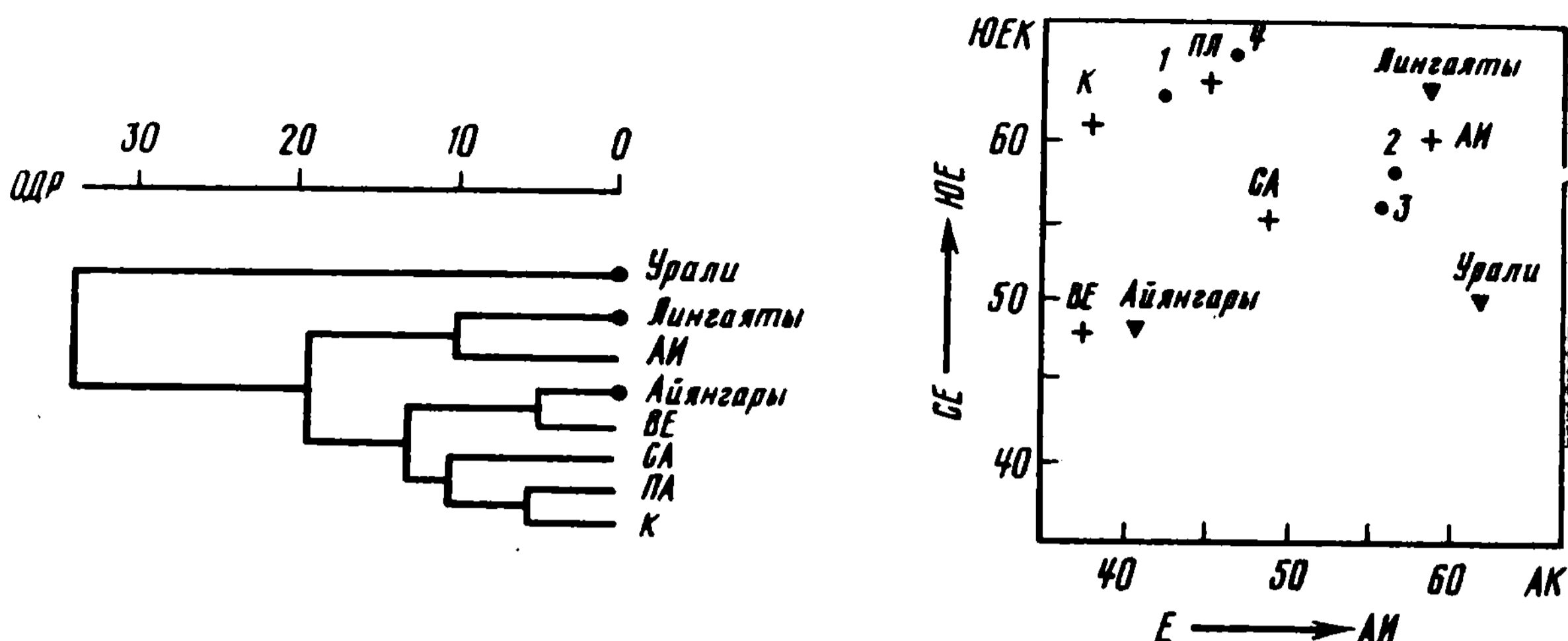


Рис. 2. Положение индийских групп в системе некоторых расовых вариантов Евразии по данным кластерного анализа

Обозначения те же, что и на рис. 1

Рис. 3. Соотношение величин австралоидного (АК) и южноевропеоидного (ЮЕК) дерматоглифических комплексов

Обозначение групп, как на рис. 1. Е — европеиды в целом (СЕ и ЮЕ — северные и южные соответственно)

дов и резкое отличие от них австралоидов Индии в целом. В первом случае хорошо развитые южноевропеоидные черты обнаруживаются на Кавказе и в еще большей мере — в Передней Азии, а в Восточной Европе резко усилены северные особенности. Среднеазиатские европеиды тяготеют к южанам. Что касается австралоидных черт, то среди европеидов они почти одинаково слабо выражены у кавказцев и восточноевропейцев, отчетливее проявляются в переднеазиатской группе, а в среднеазиатской достигают наивысшего развития. В обобщенной группе индийских австралоидов и южноевропеоидные и австралоидные особенности выражены хорошо. Показательны в этом плане различия между исследованными тремя группами: айянгары близки к восточноевропейцам, лингаиты — к австралоидам Индии, но южноевропеоидные черты у лингаитов усилены. Урали характеризуются усилением австралоидных особенностей и изолированным положением в системе рассмотренных групп.

В заключение отметим, что новые материалы по дерматоглифике индийцев позволяют прежде всего впервые дать полную характеристику урали как одной из гиперморфных индоавстралоидных групп и тем самым расширить наши представления об особенностях этого расового подразделения.

Следующий важный момент состоит в констатации наибольшего морфологического сходства брахманов—айянгаров с населением восточноевропейского типа. Не берясь пока объяснить причины этой аналогии, укажем на более близкий круг сходства для айянгаров, локализуемый на Черноморском побережье Кавказа, среди абхазов и аджарцев (и, по предварительным

данным, среди адыгоязычных народов северо-западного Кавказа).

Таким образом, айянгары оказываются сходными и с некоторыми народами южноевропейского круга. Необходимость дальнейшего поиска глубинных расогенетических связей в данном случае очевидна, и окончательное решение вопроса зависит от дальнейшего накопления данных.

ЛИТЕРАТУРА

- Малхотра К. Ч., Чакраборти Р., Бхану В. В., Фульмали П. М.* Количественный анализ общего гребневого счета, абсолютного гребневого счета и дельтового индекса//Новые материалы к антропологии Западной Индии. М., 1982. С. 205—248.
- Малхотра К. Ч., Бхану Б. В.* Окончание линии//Там же. С. 249—253.
- Хить Г. Л.* Расовая дифференциация населения СССР: Соматологический и дерматоглифический аспекты//Расы и народы. М.: Наука, 1975. Вып. 5. С. 79—82.
- Хить Г. Л.* Дерматоглифика народов СССР. М.: Наука, 1983.
- Хить Г. Л., Долинова Н. А., Исмагулов О.* Кожные узоры кисти у некоторых групп населения Индии//Новые материалы к антропологии Западной Индии. М., 1982. С. 175—204.
- Чакраборти Р., Малхотра К. Ч., Татено И.* Асимметрия и межпальцевые различия по общему гребневому счету и дельтовому индексу в эндогамных популяциях Индии//Новые материалы к антропологии Западной Индии. М., 1982. С. 254—262.
- Cummins H., Midlo Ch.* Finger prints, palms and soles. N. Y., 1961. P. 60—73, 87—107.
- Malhotra K. C.* Morphological composition of the people of India//J. of Human Evolution. 1978. Vol. 7. P. 26—36.
- Sharma A.* Comparative methodology in dermatoglyphics. Delhi, 1964. P. 1—23.
- Singh I. P., Bhasin M. K.* Ethnic and geographic frequency distribution of dermatoglyphic traits in India — a review//Dermatoglyphics: 50 years later. Birth Defects: original article series. 1979. Vol. 15, N 6. P. 347—388.

Часть третья

МЕТОДЫ ФЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

УДК 575.17

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ: НЕМЕТРИЧЕСКИЕ ПОРОГОВЫЕ ПРИЗНАКИ, ФЕНЫ И ИХ КОМПОЗИЦИИ

А. Г. ВАСИЛЬЕВ

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск

Фенетика как специфическое направление исследований (Яблоков, 1980) привлекает сейчас специалистов из разных областей биологии, однако не прекращаются споры о ее теоретических основах и содержании. В самые последние годы как в нашей стране, так и за рубежом резко возрос интерес к различным, в том числе эволюционным, аспектам эпигенетики (Шишкин, 1984, 1986; Белоусов и др., 1985; Alberch, 1980, 1985; и др.). В этой связи нам представляется важным обсудить феномен эпигенетической изменчивости и некоторые связанные с этим явлением понятия фенетики.

По словам Б. В. Конюхова, «фенотип многоклеточного организма рассматривается сейчас не как мозаика признаков, контролируемых отдельными генами, а как общий продукт взаимодействия многих тысяч генов в онтогенезе. Следовательно, генотип развивающегося организма представляет собой эпигенетическую систему, или, как назвал его Уоддингтон, эпигенотип» (Конюхов, 1986, с. 264). В этом плане интересно напомнить высказывание Н. В. Тимофеева-Ресовского и В. И. Иванова, писавших, что «сложность взаимоотношений между кодом наследственной информации, с одной стороны, и фенотипом — с другой, давно уже ясна генетикам. И лишь критики генетики, не имеющие к ней отношения, приписывают генетикам примитивные линейные схемы ген—признак. ...Генотип работает в онтогенезе не как сумма генов, определяющих соответствующую сумму признаков, а как целостная система, в которой каждый ген ответствен за многие признаки, а каждый признак определяется многими генами» (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966, с. 116). Уже из приведенных высказываний следует, что те проявления альтернативной изменчивости, которые эмпирически сравнительно легко обнаруживаются и называются фенами, в генетическом отношении должны быть далеко не элементарными.

Хорошо известно, что не сами гены взаимодействуют друг с другом, а их продукты (Конюхов, 1986). Эти «надгенетические» взаимодействия продуктов работы генов, собственно, и называются эпигенетическими. К этому следует добавить, что такие изначально важные для генетики явления, как доминантность и рецессивность,— свойства «признаков», а не генов, так как гены на молекулярном уровне функционируют кодоминантно (Митрофанов, 1977; Конюхов, Нончев, 1981). Трудно в свете этого сомневаться в том, что явления доминантности и рецессивности обеспечиваются эпигенетическими механизмами морфогенеза. Таким образом, нам представляется, что эпигенетические явления и теория эпигенетики и есть та основа, на которой должно строиться здание фенетики.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЛАНДШАФТ ПОПУЛЯЦИИ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В соответствии со взглядами К. Уоддингтона (Waddington, 1957), функционирование эпигенотипа забуферено таким образом, что процесс развития оказывается «канализованным» — жестко направленным, несмотря на наличие различного рода помех как со стороны внешней среды, так и внутренней — генотипической. Однако эта устойчивость не безгранична: наряду с основной траекторией развития (креодом), которая ведет к формированию нормального для популяции или линии фенотипа («дикого типа»), имеется набор «субкреодов», направленных в ходе развития на реализацию определенных, отличных от нормы устойчивых состояний фенотипа. Для наглядности Уоддингтон ввел удачную аналогию — эпигенетический ландшафт. Это понятие было создано для описания морфогенеза особи, где каждая «долина» ведет к формированию того или иного органа или части организма. Я считаю вполне уместным говорить об эпигенетическом ландшафте популяции, опираясь при этом на многочисленные эмпирические факты определенности и предсказуемости фенооблика каждой популяции вида как по количественным параметрам, характеризующим форму, так и по частотам альтернативных вариаций признаков.

Понимая «онтогенез» не только как индивидуальное развитие особи — единичное событие, но и как общую видовую программу развития, легко прийти к третьему его толкованию. Можно рассматривать «популяционный онтогенез», определяя его как общее для всех особей популяции преломление видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования. Очевидно, что «популяционный онтогенез», являя собой общие черты развития каждой особи в конкретной популяции, в масштабе вида будет уникален и единичен. В этом понятии явно проступают черты философской категории «особенного», являющейся буфером между категориями «общего» и «единичного».

Идеи К. Уоддингтона недавно получили развитие благодаря работам М. А. Шишкина (1984, 1986) и П. Олберча (Alberch, 1980, 1985). Рассмотрим в связи со сказанным нами выше один из важнейших логических выводов М. А. Шишкина о том, «что все зиготы одного вида имеют один и тот же потенциальный спектр путей развития и различаются лишь по вероятности их осуществления» (1986, с. 69). В свете сказанного выше о «популяционном онтогенезе» можно заключить, что каждая зигота (особь) популяции в ходе развития может реализовать любой из имеющихся в конкретной популяции путей развития, однако с определенной, заданной для этой популяции вероятностью их осуществления. В этом смысле каждая особь содержит информацию о едином для популяции эпигенетическом ландшафте. Это не противоречит тому, что генотип каждой особи уникален, так как, по определению, эпигенетическая система устойчиво преодолевает различного рода помехи не только внешней, но и внутренней среды в ходе разворачивания онтогенетического креода. Фенотип отдельной особи поэтому можно рассматривать как вероятностную копию общей для популяции эпигенетической модели. Анализ множества особей популяции, принадлежащих одной и той же генерации, позволяет статистически рассмотреть как бы основной контур эпигенетического ландшафта популяции. Ниже мы приведем некоторые факты, позволяющие считать реальностью единую эпигенетическую систему популяции. Порождаемую этой системой закономерную изменчивость в протекании развития следует называть **эпигенетической изменчивостью**. Таким образом, эпигенетическая изменчивость представляет собой вероятностное осуществление имеющегося в пределах групповой нормы реакции набора устойчивых эпигенетических траекторий. Все траектории развития, уклоняющиеся от главного пути, будем вслед за М. А. Шишкиным называть **аберрантными эпигенетическими траекториями**, отдавая себе отчет в том, что большинство таких траекторий являются нормальными атрибутами реализации эпигенетического ландшафта популяции, но имеющими лишь низкую вероятность осуществления. Разные популяции вида в силу уникальности их исторического взаимодействия с конкретной локальной экологической обстановкой будут эпигенетически различными. Смежные, соседние популяции поэтому будут обладать сходным, но всегда нетождественным эпигенетическим ландшафтом.

ПОРОГОВЫЕ ПРИЗНАКИ, ФЕНЫ И ИХ КОМПОЗИЦИИ

Существенно важным мы считаем и другой вывод М. А. Шишкина, во многом созвучный с мыслями П. Олберча (1980), о том, «что развитие представляет собой систему с ограниченным выбором возможных результатов и что все они независимо от их начальных причин имеют одну и ту же основу — количественные пороговые нарушения нормальной координации процессов онтогенеза (рассогласование скоростей реакций, изменение концент-

раций реагирующих веществ и т. д.)» (Шишкин, 1986, с. 70). В этой связи уместно напомнить, что английские генетики (см.: Grüneberg, 1963) в 50—60-х гг. экспериментально обосновали представление о пороговых признаках (threshold characters) и явлении эпигенетического полиморфизма (Berry, Searle, 1963). Обсуждению этого вопроса посвящена большая литература, поэтому напомним лишь основные выводы этих исследований.

Есть множество альтернативно варьирующих признаков, которые на самом деле имеют количественную основу варьирования. В ходе развития на их варьирование накладываются эпигенетические пороговые ограничения. При достижении критической (пороговой) величины такой количественный признак может проявиться в фенотипе и варьирует как обычный количественный признак. Если в процессе его эмбриональной закладки пороговый уровень не достигается, признак вообще не проявляется в фенотипе. Один и тот же пороговый признак может иметь в ходе количественного варьирования несколько устойчивых состояний — пороговых уровней, преодолевая которые он качественно изменяется. Подавляющее большинство таких морфологически хорошо различимых и дискретных устойчивых состояний пороговых признаков на практике рассматриваются как фены. Действительно, есть все основания понимать фен как устойчивое состояние порогового признака. Примечательно, что к такому же в целом определению фена, но исходя из других соображений, пришел М. В. Мина (1986). Необходимо различать фены и их композиции. Следует подчеркнуть, что на практике очень часто путают истинные фены — устойчивые состояния признака — и композиции как сочетания фенов разных признаков (композиции представляют собой дискретности второго порядка).

Местоположение эпигенетических порогов на единой количественной шкале варьирования признака достаточно четко сохраняется в единой по происхождению группировке, но различается в разных группах (линиях, популяциях). Именно на этом основан метод оценки «фенетических дистанций» по комплексу неметрических пороговых признаков, как мы его называем (Васильев и др., 1986), широко примененный Берри (Berry, 1963) и его последователями.

«АБЕРРАТИВНАЯ» (ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ) ИЗМЕНЧИВОСТЬ РИСУНКА НАДКРЫЛИЙ ЖУКОВ

Наиболее обстоятельно аберративная изменчивость рисунка надкрылий жесткокрылых обсуждена в работе Н. Н. Филиппова (1961). Выводы из нее можно сформулировать следующим образом: 1) аберративная изменчивость рисунка надкрылий жуков всегда дискретна; 2) выраженность элементов рисунка (пятен, перевязей), несмотря на дискретность, имеет количественную природу; 3) местоположение каждого элемента рисунка по отношению к другим строго определено и не случайно; 4) в ри-

сунке есть устойчивые и неустойчивые элементы; 5) развитие рисунка у каждого вида подчинено специфическим закономерностям. Зная пути развития рисунка, можно установить видовую принадлежность даже наиболее резко отклонившейся особи. Используя эти выводы как постулаты, трудно не прийти к предположению о системном характере аберративной изменчивости.

Н. Н. Плавильщиков (1936) описал у усача изменчивого (*Evodinus interrogationis*) 150 аберраций рисунка надкрылий, а Ю. И. Новоженев (1980) только на Урале обнаружил у этого вида порядка 80 новых вариаций. Выбрав этого усача как модель для изучения аберративной изменчивости, мы отловили в начале лета в 1984 и 1985 гг. две выборки в свердловской популяции из места, где много лет собирал материал Ю. И. Новоженев (место сбора совпадает до 0,5 км), а для сравнения использовали опубликованные материалы по свердловской и ильменской популяциям усача (Новоженев, Коробицын, 1972).

В обеих изученных популяциях варьирующая часть рисунка надкрылий — перемычки между пятнами, местоположение которых строго сохраняется. Выявилось 10 способов соединения пятен перемычками, нумерация местоположений которых приведена на схеме (рис. 1, а). Для каждого надкрылья записывалась конкретная композиция — сочетание номеров перемычек (рис. 1, б). Частоты перемычек подсчитывались по отношению ко всем изученным надкрыльям. Частоты для левого и правого надкрылий практически совпадают, несмотря на частую асимметрию проявления на разных сторонах особи. Поэтому наши данные были вполне сравнимы с данными, вычисленными по работе Ю. И. Новоженева и Н. М. Коробицына (1972), где расчет частот проведен на число правых надкрылий (табл. 1). Для косвенной оценки относительного количества пигмента на надкрылье использовался индекс пигментации — площадь пигментированного участка, деленная на общую площадь надкрылья (в процентах).

Относительное количество пигмента, проявляющегося на надкрылье, по-видимому, в значительной степени определяется эндогенными причинами развития и в меньшей — экзогенными, так как практически отсутствует корреляция между общими размерами жуков, во многом определяющимися внешними условиями роста личинок и индексом пигментации ($r = -0,04$). Напротив, между индексом пигментации и числом перемычек обнаружилась жесткая положительная корреляция ($r = 0,98$): при увеличении относительной площади пигментированных участков надкрылий прямо пропорционально возрастает общее число перемычек.

По индексу пигментации были построены нормированные распределения надкрылий, маркированных наличием той или иной конкретной перемычки (рис. 2, а). При наиболее низком уровне пигментации проявляются только перемычки 2, 7 и 10. По мере роста пигментированности затем появляется перемычка 1, потом 4, 5, 6 и 8 и только после этого 3 и 9. При определен-

ном уровне пигментированности перемычка становится константной частью рисунка. Существует некий иерархический линейный порядок появления определенных перемычек и включения их в структуру рисунка. Это позволяет построить модель-аналогию (рис. 2, б). Представим, что имеется ландшафт, напоминающий русло высохшей реки, где есть глубокие ямы и соединяющие их протоки разной глубины. При повышении уровня грунтовых вод наиболее глубокие ямы заполнятся первыми, затем самые глубокие протоки между ямами, потом все русло и, наконец, образуется озеро. С «птичьего полета» будет видна картина, принципиально совпадающая с описанным для усача иерархическим порядком формирования структуры рисунка надкрылий. Легко заметить, что в целом для вида выполняется правило модели о заполнении

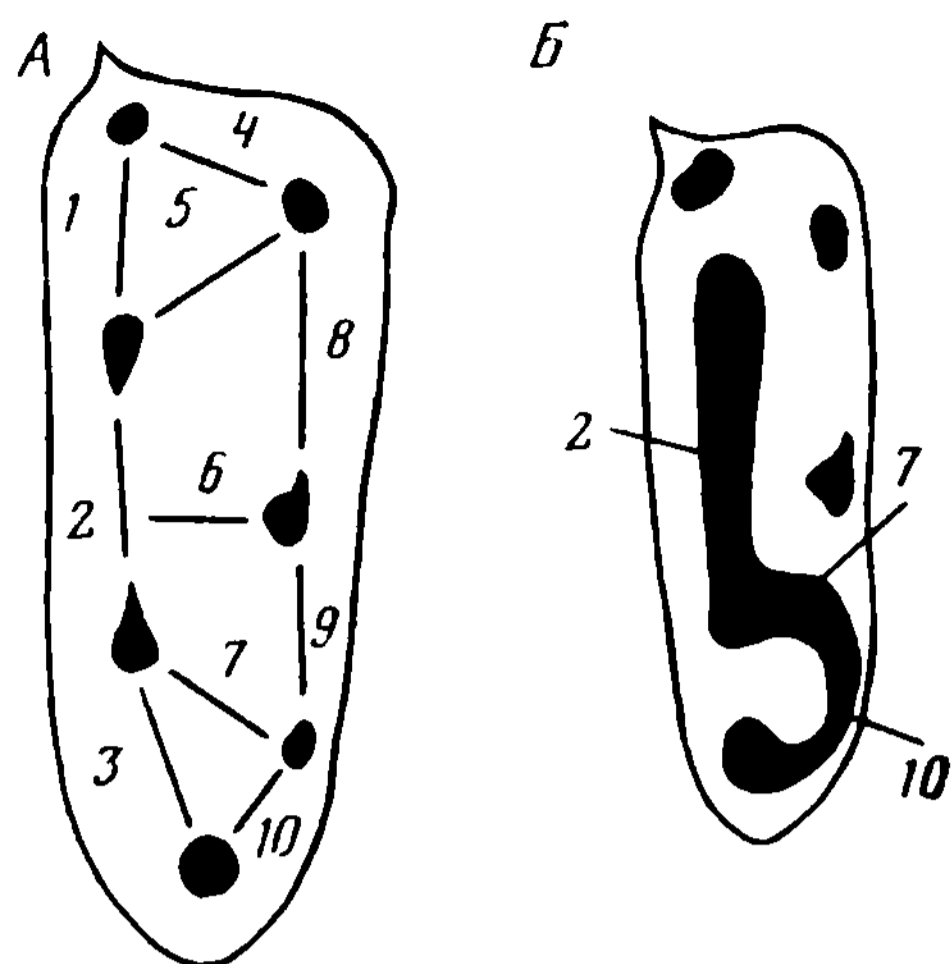


Рис. 1. Элементы структуры рисунка надкрылий усача изменчивого

А — схема нумерации перемычек;
Б — преобладающая композиция: 2, 7, 10

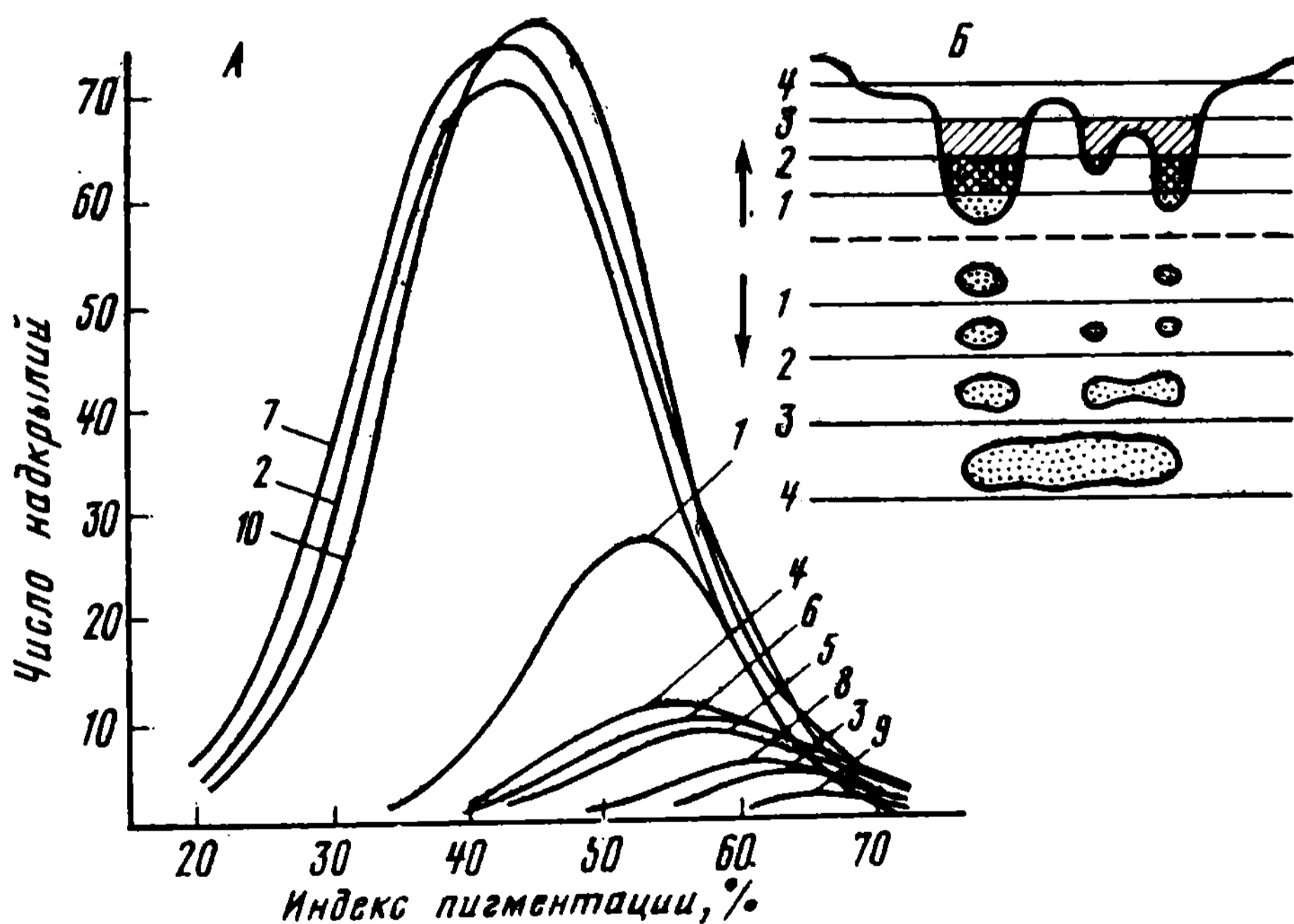


Рис. 2. Иерархия формирования структуры рисунка надкрылий жуков

А — нормированные распределения надкрылий, маркированных наличием определенных перемычек, по значениям индекса пигментации. 1—10 — номера перемычек. Б — теоретическая модель копирования композиций с единого «эпигенетического ландшафта» популяции. 1—4 — уровни заполнения пигментом надкрылий. Стрелки указывают направление возрастания количества пигмента. Внизу — гипотетические композиции «рисунка надкрылий», соответствующего заданным уровням пигментации

Таблица 1

Встречаемость отдельных перемычек на надкрыльях усача изменчивого
в свердловской и ильменской популяциях, %

Номер пере- мычки	Свердловская		Ильменская	
	Наши данные		По: Новоженев, Коробицын, 1972	
	1984 г. $n=352$	1985 г. $n=490$	1967—1970 гг. $n=485$	1969—1970 гг. $n=1160$
1	33,5	34,1	35,1	64,2
2	94,9	95,9	94,5	99,5
3	4,8	4,7	1,2	1,7
4	14,8	9,8	16,6	32,4
5	11,4	11,8	10,3	22,3
6	12,5	10,4	9,7	32,8
7	98,9	97,4	94,9	99,3
8	6,8	10,4	6,2	21,2
9	2,3	1,0	1,2	1,7
10	88,4	93,1	94,5	99,0

пигментом сначала центров пигментации — пятен, затем перемычек между ними и полного заливания пигментом надкрылья. Эту аналогию можно считать прямой иллюстрацией представлений Уоддингтона об эпигенетическом ландшафте. Для того чтобы осуществлялось такое правильное формирование структуры рисунка, действительно должна существовать единая эпигенетическая система популяции. Другая популяция будет иметь иной, хотя и сходный, «ландшафт». Эти детали, отличающие «ландшафт» одной популяции от другого, приведут к тому, что наряду с общими, перекрывающимися композициями они будут иметь уникальные, присущие только данной популяции сочетания, которые в силу иного «рельефа развития» в другой популяции никогда не смогут появиться.

Если бы перемычки формировались полностью случайно и система их композиций отсутствовала, то можно было бы из 10 элементов (перемычек) построить согласно законам комбинаторики 1024 композиции. Однако композиции формируются по довольно жесткому закону, единому для данной популяции. Учитывая жесткую связь числа перемычек и индекса пигментации и иерархический порядок, при котором перемычки и становятся константной частью рисунка, мы построили все теоретическое множество композиций, которые должны были бы проявиться в свердловской популяции (рис. 3). Теоретически оказалось возможным ожидать 94 композиции по 10 элементам. По нашим наблюдениям и данным Ю. И. Новоженева (1980), в свердловской популяции реально встречено 63% композиций от числа предсказанных. Заметим, что число предсказанных композиций

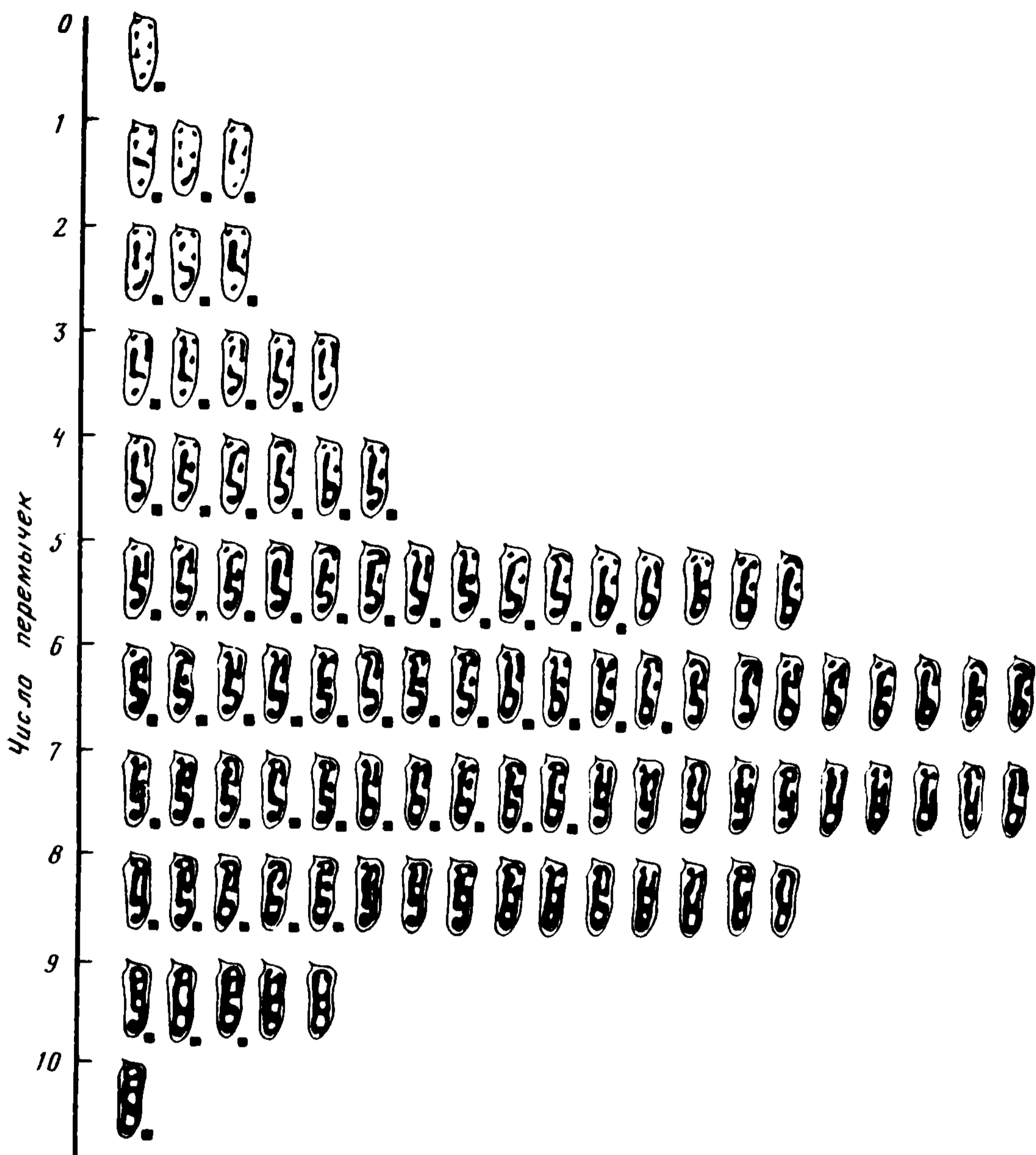


Рис. 3. Теоретическое множество композиций элементов структуры рисунка надкрылий усача изменчивого в свердловской популяции

Черными квадратиками показаны реально обнаруженные в популяции композиции

на порядок меньше числа случайных сочетаний и близко к реально обнаруженному. Есть основание считать, что, идя таким путем, можно предсказывать практически все даже наиболее редкие варианты структуры.

Формирование элементов рисунка у жуков идет по пороговому принципу, что тоже хорошо согласуется с моделью единого популяционного «рельефа развития»: появление конкретного пятна или перемычки возможно лишь при достижении некоторого критического (порогового) количества пигмента. Например, у пятиточечной коровки (*Coccinella 5-punctata* L.) в оренбургской популяции (окрестности г. Кувандык) появляется допол-

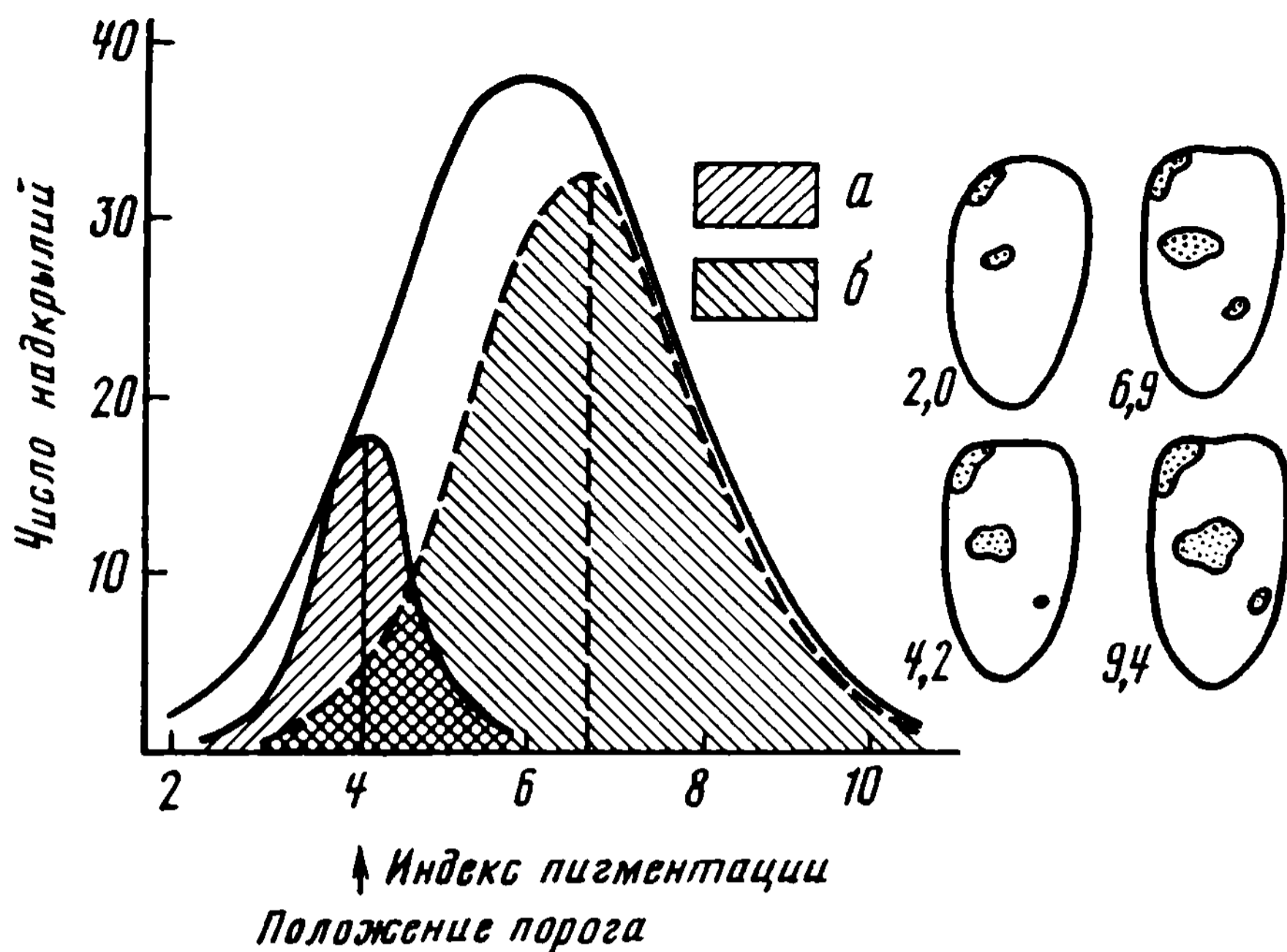


Рис. 4. Распределение надкрылий *Coccinella quinquepunctata* по значениям индекса пигментации

a — с отсутствием дополнительного пятна; *b* — с дополнительным пятном. Вверху — ряд надкрылий с соответствующими индексами

нительное пятно, которое иногда отсутствует (рис. 4). Как видно на рисунке, нормированное распределение надкрылий, лишенных дополнительного пятна, смещено влево и пороговая зона (зона неопределенности) довольно велика. По модели Фальконера (Falconer, 1960) среднее значение левого распределения соответствует теоретическому месту эпигенетического порога на количественной оси. Согласно этой модели, подсчитав интеграл вероятности в допороговой зоне, можно получить теоретический процент надкрылий с дополнительным пятном и без него.

Теоретические и эмпирические оценки вполне хорошо согласуются (табл. 2).

Аналогичный расчет, проведенный для свердловской популяции усача изменчивого, также показал хорошее согласование теоретических и эмпирических частот (табл. 2).

Явление неодинаковой реализации признака на разных сторонах особи обусловлено сбоями (ошибками) развития — эпигенетическими причинами, так как генотип особи и условия ее развития одни и те же для обеих сторон. Это хорошо известно еще из пионерных работ Б. Л. Астаурова (1974) и Н. В. Тимофеева-Ресовского по фенотипике дрозофилы. В выборке из свердловской популяции усача было обнаружено 34% особей, у которых левое и правое надкрылья имели разные композиции. При анализе этих «нарушений развития» установлено, что композиции последовательно усложняются по мере увеличения числа перемычек. Причем обычно различия между рисунками надкрылий на разных сторонах особи заключаются в прибавлении или ис-

Таблица 2

Сравнение теоретических и эмпирических частот встречаемости фенотипов рисунка на надкрыльях пятиточечной божьей коровки и усача, %

Фен	Частоты	
	Теоретические	Эмпирические
Пятиточечная божья коровка		
Пятна нет	20,8	21,8
Пятно есть	79,2	78,2
Усач изменчивый (свердловская популяция)		
Наличие перемычек:		
1	28,9	33,5
2	93,6	94,9
3	4,8	4,8
4	19,7	14,8
5	12,4	11,4
6	13,6	12,5
7	98,4	98,9
8	7,7	6,8
9	2,5	2,3
10	86,5	88,4

Таблица 3

Фенетические дистанции между выборками усача изменчивого по комплексу неметрических пороговых признаков рисунка надкрылий

Источник	Выборка	1	2	3	4
Свердловская:					
Наши данные	1 — 1984 г.	—	0,006*	0,13	0,142
	2 — 1985 г.	0,002	—	0,010	0,140
	3 — 1967—1970 гг.	0,002	0,002	—	0,139
Ильменская:					
Новожинов, Коробицын, 1972	4 — 1969—1970 гг.	0,002	0,001	0,001	—

* Различия статистически недостоверны.

Примечание. В нижней треугольной матрице — значения среднескватрических отклонений.

чезновении только одной-двух перемычек. Таким образом, эти эпигенетические нарушения рисунка на групповом уровне оказываются упорядоченными и выстраиваются в некую единую естественную систему.

Атрибутом существования системы является ее устойчивость. Устойчивость системы рисунка на качественном уровне убедитель-

тельно доказана Ю. И. Новоженовым (1980), который сравнивал встречаемость основных композиций в свердловской популяции усача в течение многих лет. Частоты встречаемости перемычек в этой же популяции в разные годы (наши данные, 1984, 1985 гг.) чрезвычайно близки (см. табл. 1) и хорошо совпадают с частотами, вычисленными по опубликованным для этой популяции материалам (Новоженков, Коробицын, 1972). Напомним, что крайние выборки разделены 15—16 поколениями жуков. Разные популяции — свердловская и ильменская, — напротив, различаются по частотам встречаемости многих перемычек (см. табл. 1). Расчет фенетических дистанций по комплексу неметрических пороговых признаков рисунка между сравниваемыми выборками усача, проведенный методом Смита—Берри (Berry, 1963), показал следующее (табл. 3). Различия между выборками разных лет в свердловской популяции чрезвычайно малы и на порядок меньше межпопуляционных. Это позволяет обоснованно предполагать, что «эпигенетическая система» свердловской популяции обладает очень высокой устойчивостью и существенно отличается от «эпигенетической системы» формирования рисунка ильменской популяции.

Выше мы определили фены как устойчивые состояния пороговых признаков. Поэтому нет необходимости особо пояснять, что в рисунке надкрылий усача изменчивого пороговыми признаками являются конкретные перемычки, а фенами — их наличие или отсутствие. При естественном комбинировании фенов образуются композиции — дискретности второго порядка, которые иногда легко принять за фены. Проведенный выше анализ показывает, что структуры, называвшиеся «абберрациями», не элементарны, не являются «генетически жестко детерминированными морфами» (такой взгляд весьма распространен), а представляют собой сочетания — композиции элементов (фенов); их дискретность вторична и имеет пороговую природу. Частоты встречаемости элементов (фенов) высокоустойчивы в популяции и маркируют ее эпигенетическую специфику. В каждой популяции существует специфическое местоположение эпигенетических порогов, что определяет единый закон и иерархический порядок формирования композиций. Это же позволяет теоретически предсказать все множество композиций для конкретной популяции. Наличие единого закона формирования структуры рисунка, специфичного для популяции и осуществляющегося через стохастическую процессов развития, может объясняться только тем, что каждой популяции присуща единая эпигенетическая система. Эти закономерности в отряде жесткокрылых проявляются в семействах усачей, нарывников, божьих коровок, листоедов, долгоносиков, пластинчатоусых, встречаются у чернотелок, зерновок, пилоусов и грибоедов, редки у жужелиц и не проявляются, по видимому, у златок. Без всякого сомнения, описанные принципы и подход не ограничиваются только жесткокрылыми. Положительными чертами описанного нами композиционного подхода

можно считать резкое уменьшение числа элементарных признаков, возрастание надежности и упрощение процедуры классификации, предсказание в полном объеме редких композиций фенов, а также широкие возможности применения во внутривидовой систематике, популяционной и эволюционной биологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.
- Белоусов Л. В., Чернавский Д. С., Соляник Г. И. Приложения синергетики к онтогенезу: (О параметрическом управлении развитием)//Онтогенез. 1985. Т. 16, № 3. С. 213—228.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Любашевский Н. М., Стариченко В. И. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей//Генетика. 1986. Т. 22, № 7. С. 1191—1198.
- Конюхов Б. В. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих//Биология развития и управление наследственностью. М.: Наука, 1986. С. 256—267.
- Конюхов Б. В., Нончев С. Г. Экспрессия доминантных и рецессивных генов в онтогенезе млекопитающих//Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 3. С. 325—334.
- Мина М. В. Микроэволюция рыб: Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 207 с.
- Митрофанов В. Г. Физиологические основы и эволюция доминантности//Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977. С. 21—31.
- Новожинов Ю. И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых//Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 5. С. 668—679.
- Новожинов Ю. И., Коробицын Н. М. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых//Там же. 1972. Т. 33, № 3. С. 315—324.
- Плавильщиков Н. Н. Жуки-дровосеки. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Ч. 1. 612 с. (Фауна СССР. Насекомые. Жесткокрылые; Т. 21).
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики//Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 114—130.
- Филиппов Н. Н. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых//Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 3. С. 372—385.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор//Онтогенез. 1984. Т. 15, № 2. С. 115—136.
- Шишкин М. А. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования//Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 63—74.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.
- Alberch P. Ontogeny and morphological diversification//Amer. Zool. 1980. Vol. 20. P. 653—667.
- Alberch P. A developmental analysis of an evolutionary trend: A digital reduction in amphibian//Evolution. 1985. Vol. 39. P. 8—23.
- Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*//Genetics. Camb. 1963. Vol. 4. P. 195—220.
- Berry R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton//Proc. Zool. Soc. 1963. Vol. 140, N 4. P. 577—615.
- Falconer D. S. Introduction to quantitative genetics. Edinburgh; London, 1960. 365 p.
- Grüneberg H. The pathology of development. A study of inherited disorders in animals. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1963. 309 p.
- Waddington C. H. The strategy of the genes: A discussion on some aspects of theoretical biology. L.: Allen and Unwin, 1957. 262 p.

МАРКИРОВКА ФЕНАМИ РАЗНОГО МАСШТАБА ВНУТРИВИДОВЫХ ГРУППИРОВОК РАЗНОГО РАНГА

А. С. БАРАНОВ

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, Москва

Использование фенетического подхода в популяционных исследованиях неизбежно приводит исследователя к решению двух взаимосвязанных задач — выделению возможно большего числа дискретных признаков в той или иной морфологической структуре и вскрытию внутрипопуляционной и внутривидовой иерархии группировок особей (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985).

Выбор объекта при этом проводится в соответствии со следующими требованиями: высокая численность, широкий спектр изменчивости различных морфологических структур на внутри- и межпопуляционном уровнях. Один из видов, полностью удовлетворяющих этим требованиям, — прыткая ящерица (*Lacerta agilis* L.) был выбран в качестве модельного объекта настоящего исследования.

Ранее неоднократно указывалось, что окраска прыткой ящерицы характеризуется крайне высокой как внутри- так и межпопуляционной изменчивостью (обзор; см.: Прыткая ящерица, 1976). На фоне огромной изменчивости всех компонентов окраски головы, спины, боков и брюха выделение отдельных вариаций представлялось обычно невозможным. Эти затруднения, с которыми сталкивается исследователь при анализе любой сложной структуры, были вызваны тем, что признак анализировался без учета его положения в сложной системе других признаков и без учета того, что любая система признаков представляет собой комплекс слагающих ее элементов. В связи с этим для выделения вариаций признаков в окраске этого вида были проанализированы большие серии из разных частей ареала, давшие возможность выявить основные черты изменчивости каждого компонента, слагающего исследованную структуру.

Сложная многоэлементная система, которой является окраска прыткой ящерицы (рис. 1), складывается из двух основных компонентов — цвета и рисунка. Эти компоненты всегда присутствуют у любой особи вида, и их сочетания приводят ко всему наблюдаемому нами многообразию вариантов. На этом уровне анализа сложной морфологической структуры выделяются следующие компоненты, ее слагающие: по цвету — четыре варианта и по рисунку — два варианта (см. рис. 1). На следующем уровне оказалось возможным выделить такие основные элементы: центральная спинная полоса (ЦП) (восемь вариантов), боковые полосы (БП) (четыре варианта), пятна спины (ПС) (четыре

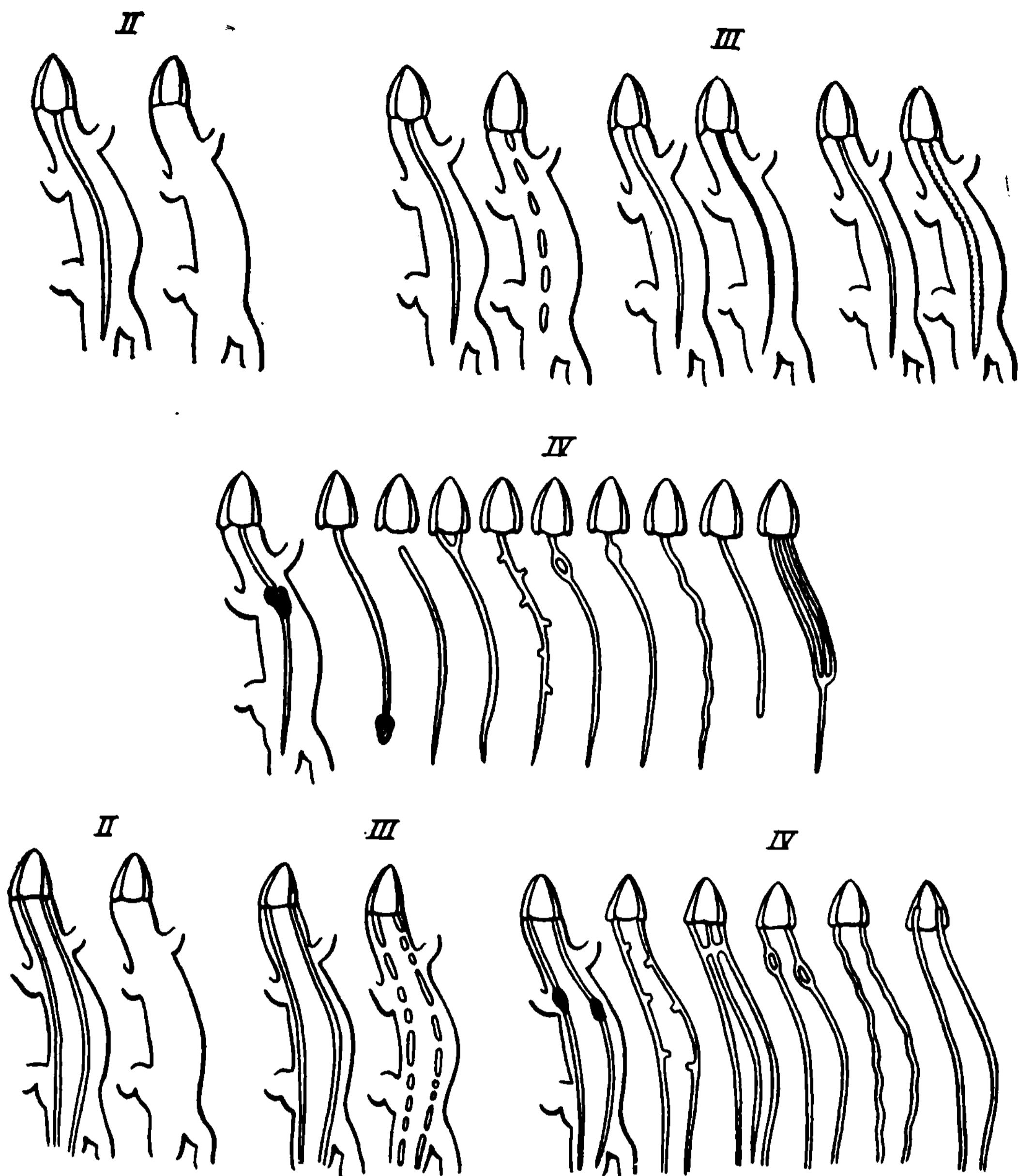


Рис. 1. Иерархическая система фенов окраски прыткой ящерицы

варианта). Для каждого элемента выявлялись основные варианты. При этом последовательно обнаруживались пары альтернативных (взаимоисключающих) вариантов, из которых у определенной особи мог быть лишь один. Далее анализировались мелкие особенности отдельных вариантов (см. рис. 1). Выделенные особенности также являются альтернативными (есть — нет) и рассматриваются нами как признаки следующего уровня. Такой подход при анализе сложной морфологической структуры позволил разработать систему вариаций окраски, позволяющую отнести к тому или иному варианту каждую проанализированную особь. В то же время этот подход не исключает возможности ее дополнения и другими вариантами, которые могут быть обнаружены при анализе нового материала.

При определенных задачах популяционного исследования могут быть использованы и фенокомплексы, позволяющие охарактеризовать особь, а в дальнейшем и популяцию по определенному сочетанию отдельных вариаций (фенов). При выделении фенов на разных уровнях иерархии рассматриваемой морфологической структуры фены более высокого уровня могут быть описаны как фенокомплексы. Так, в нашем случае признаки самого высокого уровня в отношении типов окраски могут быть описаны как комплексы признаков лежащих ниже уровней:

например, вар. *erythronotus* описывается следующим образом: цвет красно-коричневый, ЦП отсутствует, БП отсутствуют, ПС отсутствуют, ушной рисунок есть.

В целом же на основе описанного подхода выделяется большое число вариаций, которые можно считать фенами, поскольку, во-первых, их альтернативность и дискретность позволяют предполагать вероятность их высокой наследственной детерминированности, а во-вторых, они маркируют генетически различные группировки (Yablokov et al., 1980).

При фенетическом анализе структуры вида необходимо учитывать разномасштабность фенов, т. е. наличие иерархической системы вариаций признаков (фенов) при исследовании любой достаточно сложной морфологической структуры. Рассмотрим это на примере оценки вклада фенов разного уровня в формирование границ между группами популяций разного ранга. Оказалось, что вклад фенов разного уровня в формирование фенооблика групп разного масштаба существенно различается. Фены наиболее высокого уровня (по типам окраски и вариантам основных компонентов и элементов рисунка) маркируют определенной частотой группы популяций самых высоких рангов. Распространение пяти редких типов окраски — *erythronotus*, *punctata*, *immaculata*, *platini* и *nigra* — оказывается совершенно различным, маркируя, хотя и низкой частотой, целые географические регионы или изолированные группы популяций. Так, фенокомплексы *erythronotus* (рис. 2) встречаются в возвышенных районах Средней и Восточной Европы; *platini* — в бассейнах рек Дона, Волги, Кумы, на Малом Кавказе.

Столь же крупные группировки характеризуются и частотой фенов цвета (рис. 3). Например, самцы южных популяций в отличие от северных имеют зеленый цвет спины. Исключением является популяция, обитающая на южной границе ареала, в районе оз. Иссык-Куль, где у самцов зеленые тона в окраске отсутствуют. Сходная тенденция прослеживается и у самок: зеленые тона в окраске встречаются у отдельных особей южных популяций.

Фены следующего уровня — «варианты основных элементов рисунка» — обнаруживают строгую закономерность в изменении частоты на протяжении всего ареала вида в меридиональном направлении (рис. 4). Так, частота фена «сплошные боковые полосы» возрастает в восточном направлении. Такую же тенден-

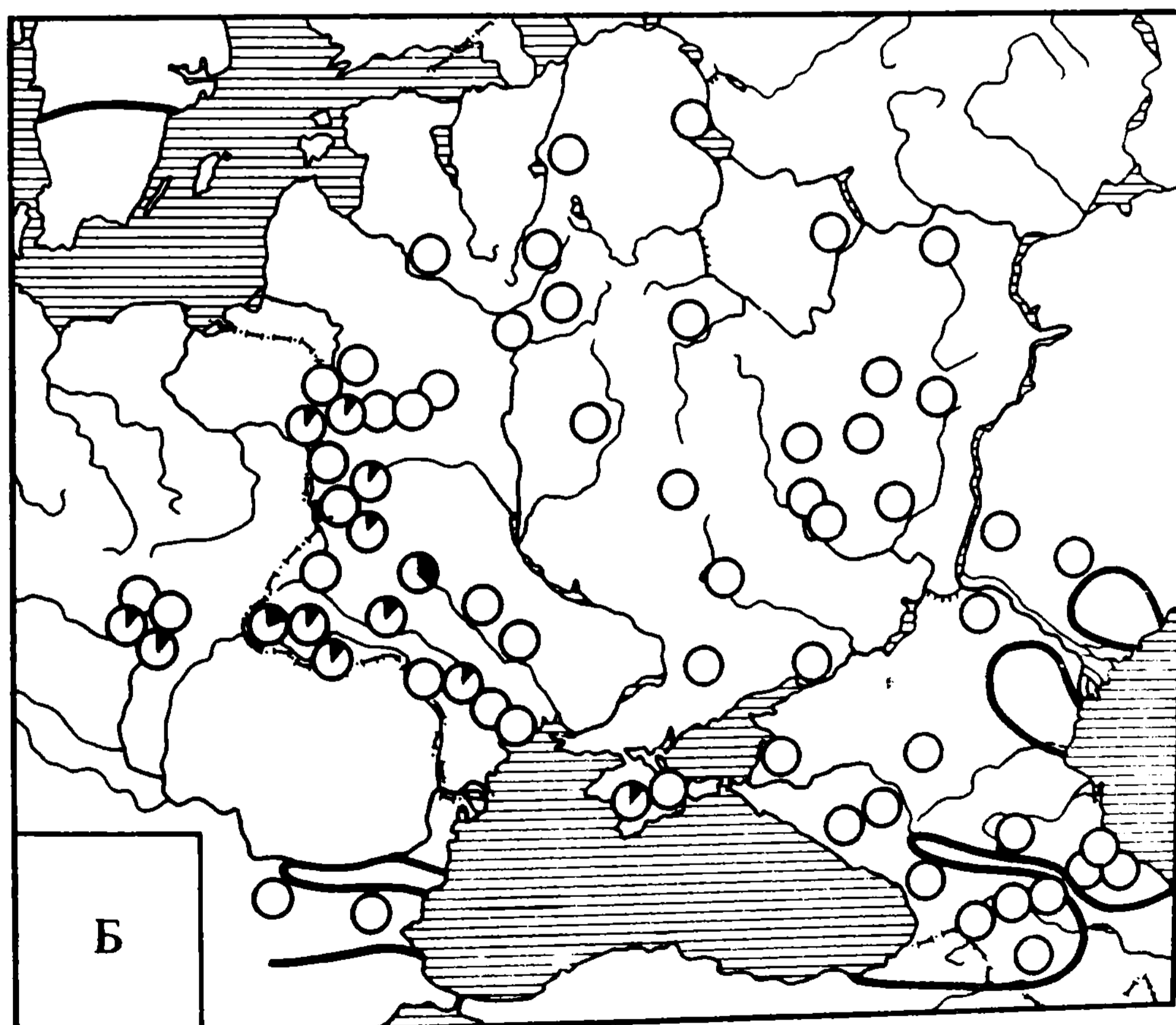
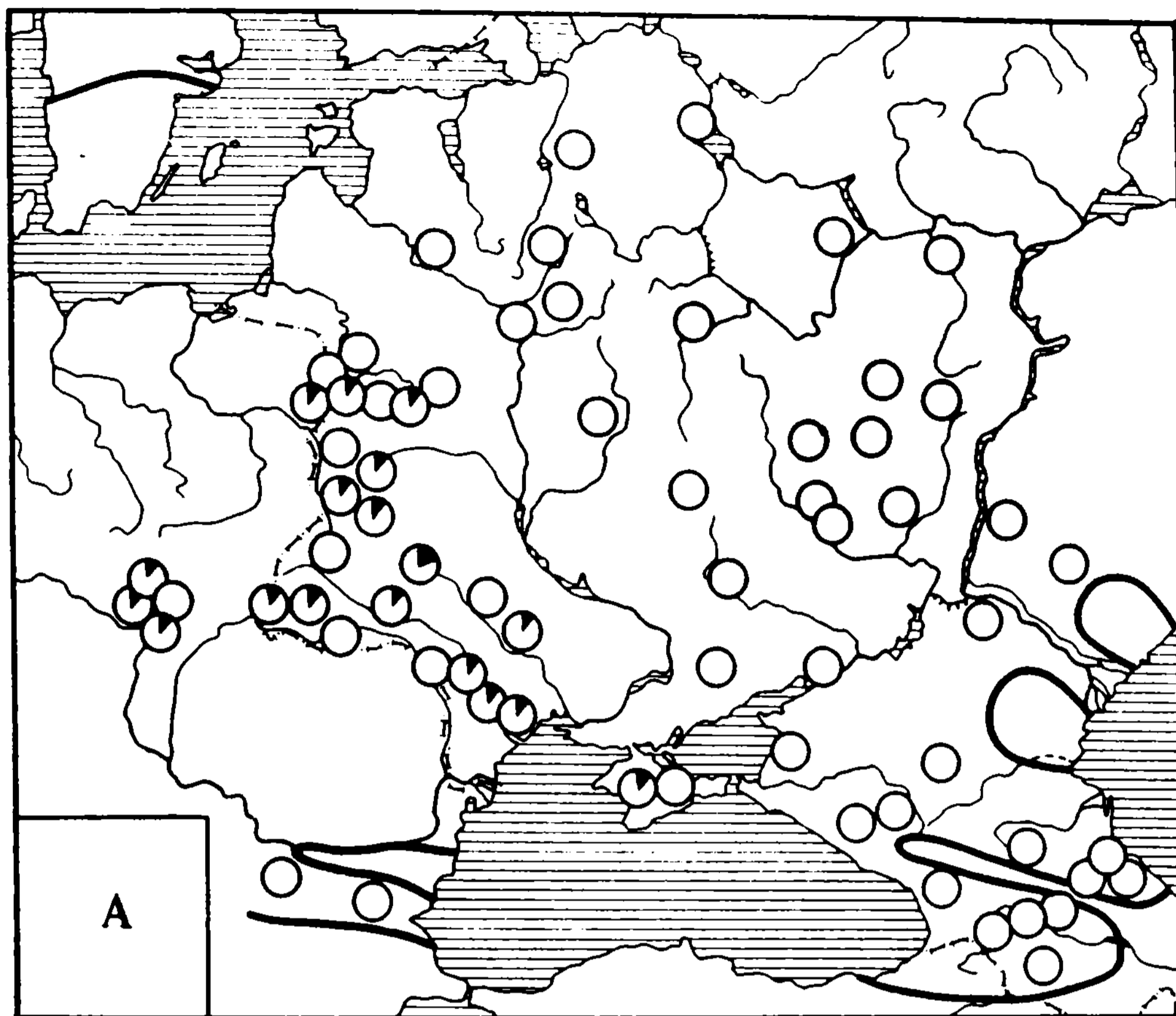


Рис. 2. Частота встречаемости aberrации *erythronotus* у самцов (А) и самок (Б) в популяциях прыткой ящерицы Средней и Восточной Европы

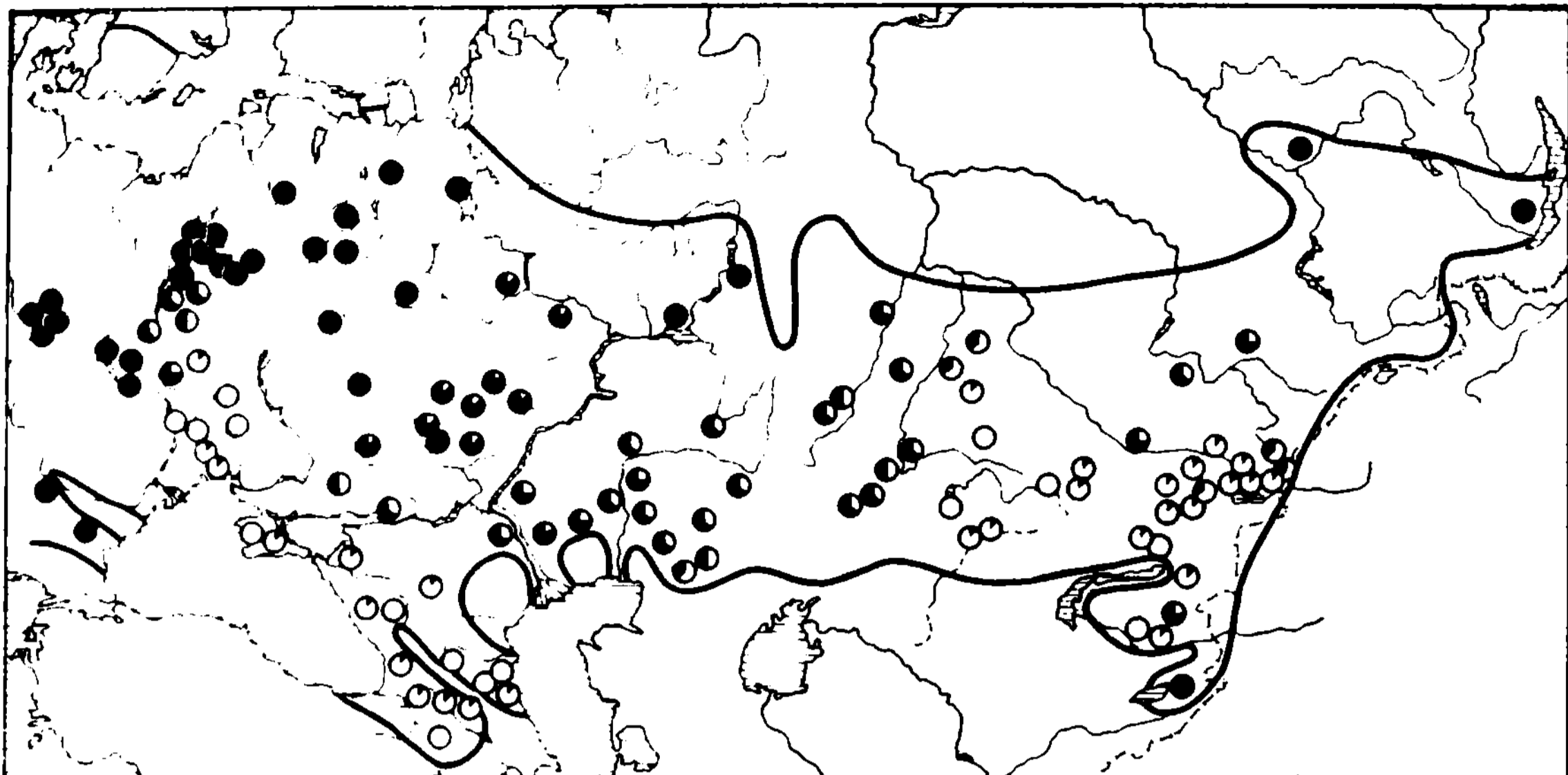


Рис. 3. Частота встречаемости зеленого (светлый сектор) и коричневого (черный сектор) цветов в окраске спины самцов прыткой ящерицы

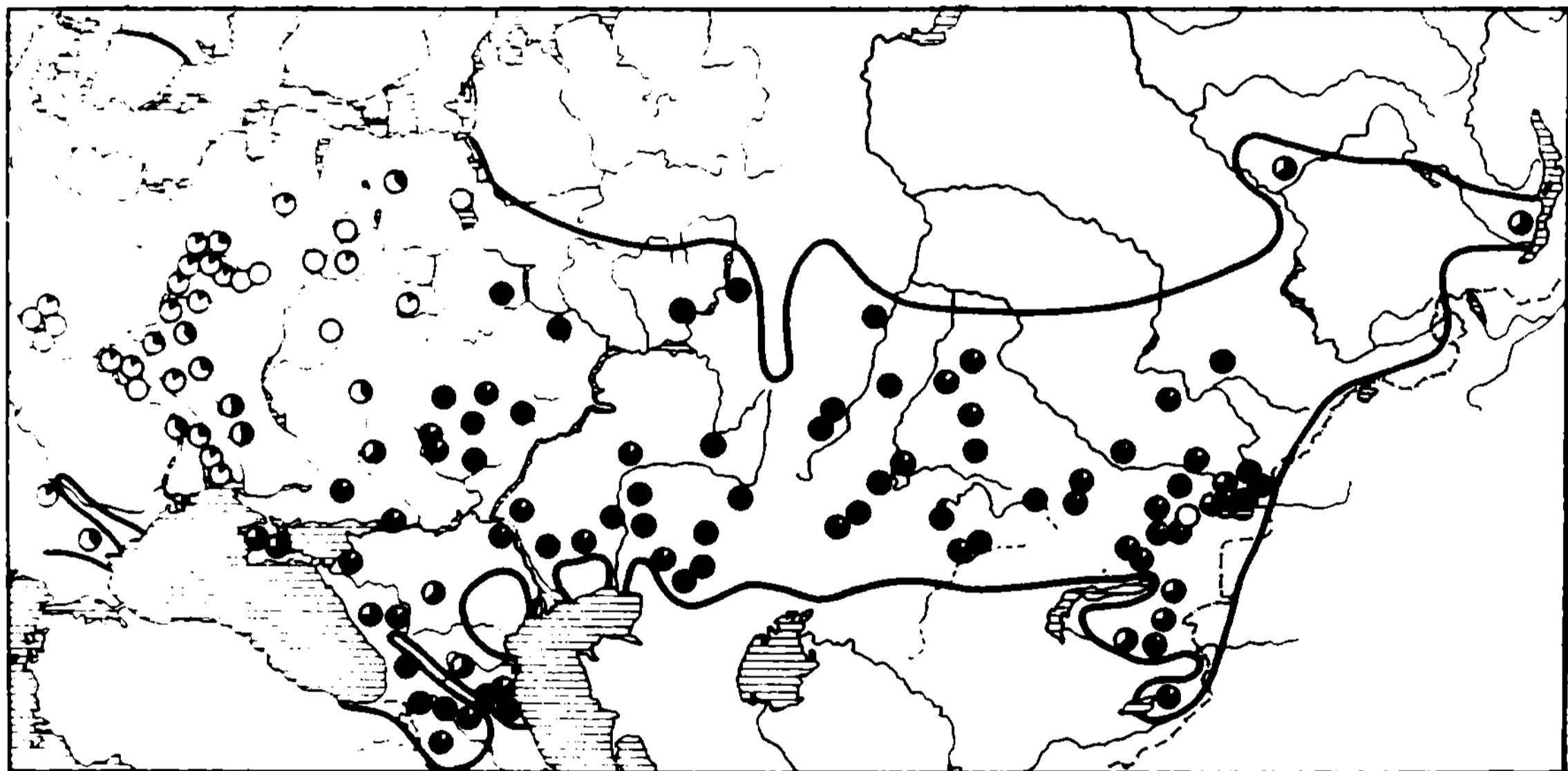


Рис. 4. Частота встречаемости сплошных боковых полос (черный сектор) у самцов в популяциях прыткой ящерицы

цию в изменении частот обнаруживают фены «сплошная центральная полоса и наличие пятен спины». Противоположную тенденцию (возрастание частот в западном направлении) имеют фены «прерывистые боковые и центральные полосы». Отдельные фены отсутствия ЦП, БП и ПС обнаруживают максимальную частоту в центре ареала, которая постепенно снижается как в западном, так и в восточном направлениях.

Совершенно другая картина наблюдается в отношении распределения частот фенов самого низшего ранга при анализе в

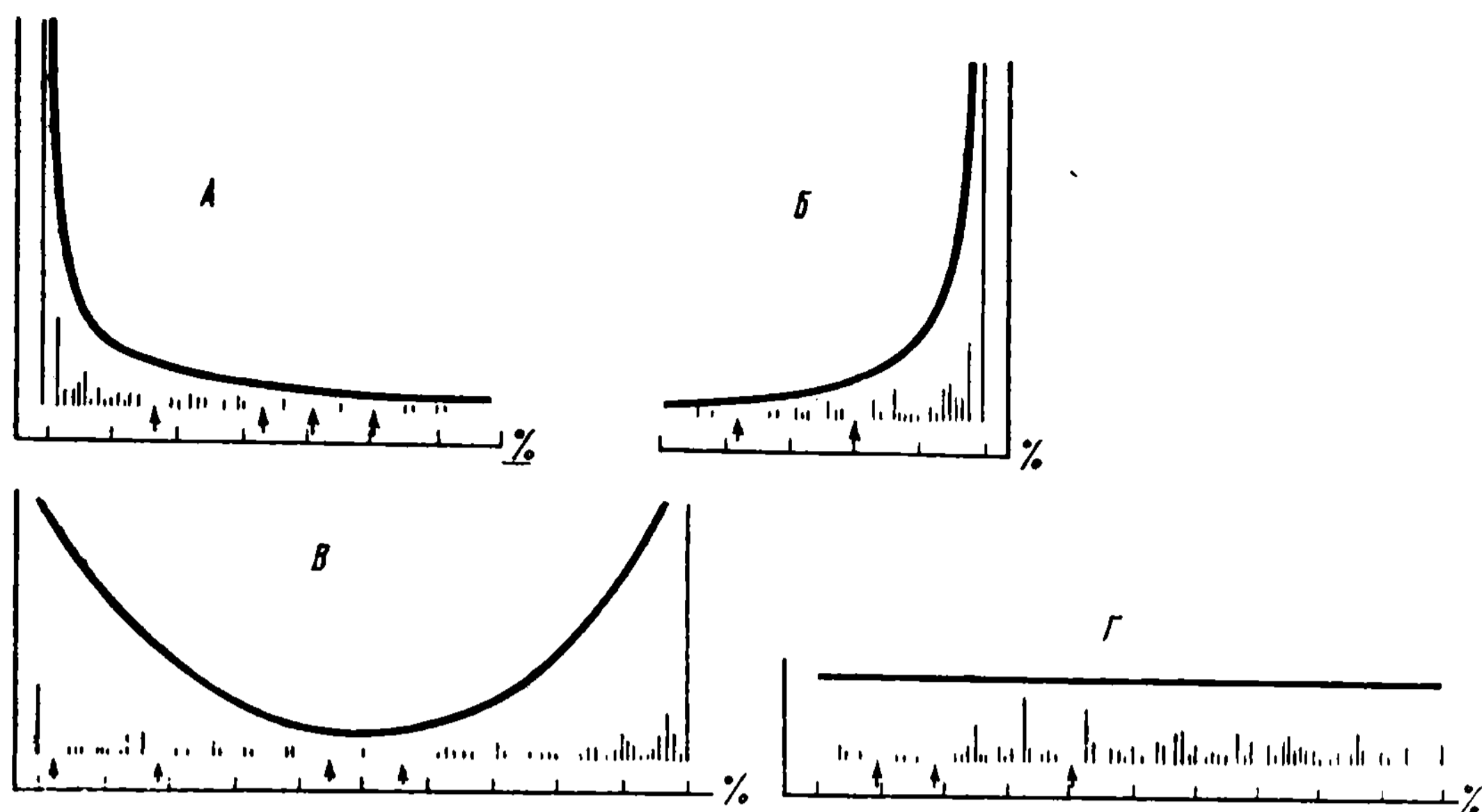


Рис. 5. Распределение выборок по частоте фенов

А — Г — разные формы распределения, полученные при анализе различных фенов. Стрелками на графике показаны реальные зоны разрывов частот фенов

масштабе всего населения вида. Как установлено, их частота различается даже в мелких внутрипопуляционных группировках, распределение при анализе всего населения вида оказывается хаотичным.

Кроме того, дополнительную возможность для классификации всех использованных фенов может дать анализ формы распределения выборок по частоте встречаемости каждого из них (рис. 5). Как видно, может быть выделено четыре вида распределения. Вероятно, каждый из этих видов кривой в отдельных случаях может получиться при различном расположении групп популяций с определенной частотой фенов на всем пространстве, заселенном прыткой ящерицей. Так, форма распределения *А* (рис. 5) соответствует фенам, которые отсутствуют в большем числе популяций. Вторую форму распределения (рис. 5, *Б*) дают фены, которые встречаются практически у каждой особи. Кривая распределения с минимумом (рис. 5, *В*) получается по фенам, для которых выявлены большие группы популяций, сосредоточенные в двух разных регионах; в одной из них они отсутствуют, а в другой имеются у каждой особи. Четвертую форму распределения (рис. 5, *Г*) имеют фены, частота которых постепенно изменяется на всем протяжении ареала в определенном направлении либо дает хаотическую картину (что характерно для фенов самого низкого уровня). Итак, группировки разного ранга маркируются определенной частотой разных фенов: наиболее мелкие группировки (семьи) выделяются лишь по редким фенам. Фены следующего уровня («варианты основных элементов рисунка») маркируют своей частотой надпопуляционный уровень, но, как правило, не могут быть использованы для ана-

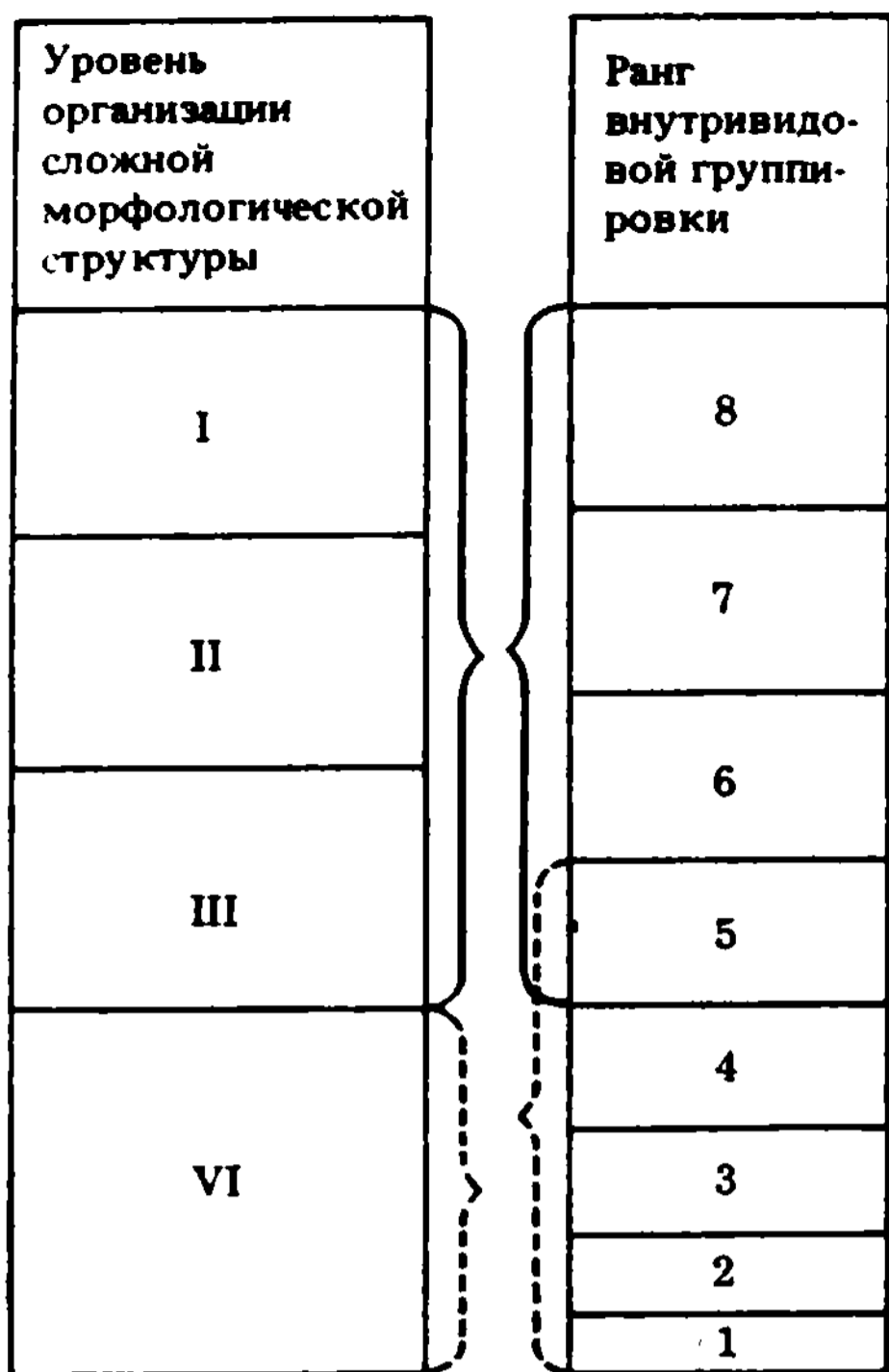


Рис. 6. Сопоставление фенов разного уровня и группировок разного ранга

Прослеживается согласованность между положением фенов в системе признаков и положением маркируемой ими группировки во внутривидовой иерархии

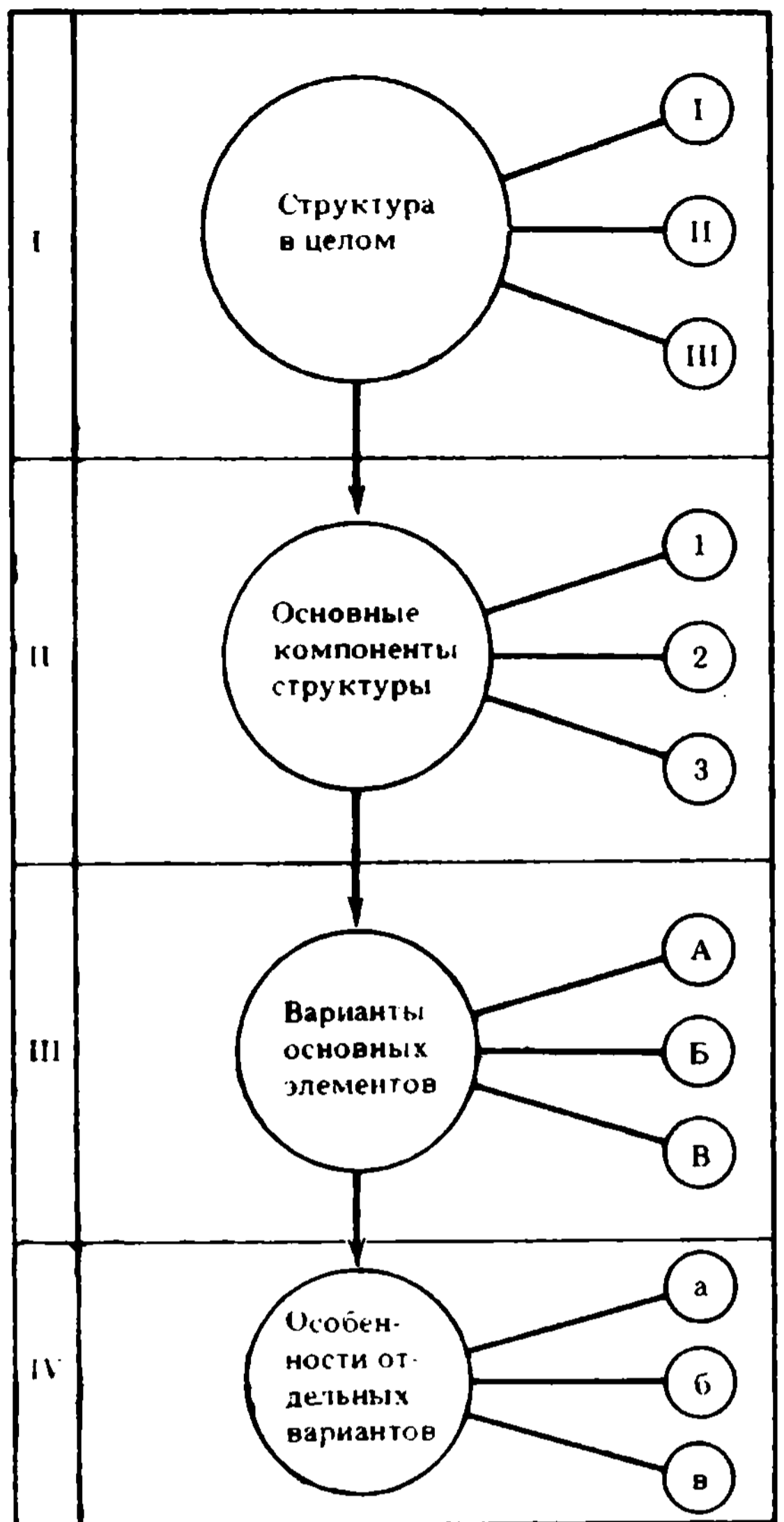


Рис. 7. Общая схема поэтапного выделения фенов на разных уровнях анализа сложной морфологической структуры

Цифрами и буквами обозначены выделенные фены: I, II, III — на уровне структуры в целом; 1, 2, 3 — на уровне основных компонентов; A, B, C — на уровне отдельных элементов; а, в — на том же уровне, но уже в отношении мелких особенностей отдельных вариантов

лиза внутрипопуляционной структуры. Фены еще более высокого уровня (по «основным компонентам» окраски: цвету и рисунку) выделяют группировки самых высоких рангов.

При этом необходимо отметить и некоторое различие в фенах, выделяемых по цвету и рисунку. По фенам цвета картина подразделенности видового населения оказывается грубее (при этом выделяются лишь надпопуляционные группировки высоких рангов), чем по фенам рисунка. Фены рисунка и типов окраски в целом тоже маркируют лишь крупные региональные группы.

При сопоставлении фенов разного уровня и группировок особей разного ранга прослеживается следующая закономерность (рис. 6): чем выше уровень фена, тем выше ранг маркируемой им внутривидовой группировки. Как видно, фены самого низко-

го уровня («особенности отдельных вариантов») позволяют выявить пространственно-генетические группировки особей первого — четвертого рангов и отчасти пятого ранга. Фены более высоких уровней (от «вариантов основных элементов» до «общих типов в целом») маркируют группировки более высоких рангов, начиная с пятого, главным образом, шестого—восьмого рангов.

Таким образом, предлагаемая схема (рис. 7) поэтапного анализа сложной морфологической структуры для выделения большого числа фенов на разных уровнях ее организации является операциональной (поскольку позволяет отнести к тому или иному варианту каждую из анализируемых особей) и универсальной, применимой для фенетического исследования различных структур у разных видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология//Природа. 1973. № 5. С. 40—51.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 273 с.
- Прыткая ящерица. Монографическое описание вида/Под ред. А. В. Яблокова. М.: Наука, 1976. 359 с.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 133 с.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк., 1985. 151 с.
- Yablokov A. V., Baranov A. S., Rozanov A. S. Population structure, geographic variation and microphilogenesis of sand lizard (*Lacerta agilis*)//Evolut. Biol. 1980. Vol. 12. P. 91—127.

УДК 575.17

УРОВЕНЬ РЕАЛИЗАЦИИ ФЕНОФОНДА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ МИКРОЭВОЛЮЦИОННОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

И. В. ЕРЕМИНА

Саратовский педагогический институт

Изучение фенофона видов и внутривидовых природных совокупностей животных перспективно для выявления их особенностей (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1982; Яблоков, Ларина, 1985). Показатель степени реализации фенофона использовался ранее для выявления фенетической и фенотипической структур популяций (Ларина, Еремина, 1982; Еремина, 1983а, б). Представляется возможным использовать этот показатель, а также характеристику состава и структуры реализованного фенофона для изучения сравнительного микроэволюционного состояния природных популяций разных видов в разных частях ареалов.

Для выявления общих закономерностей изменения степени реализации, состава и структуры фенофонда в качестве объектов исследования были избраны четыре вида полевок (*Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus*, *Microtus arvalis*, *M. rossae meridionalis*), всего более 2000 черепов, три вида насекомых — представителей разных семейств и отрядов: *Leptinotarsa decemlineata* (19 800 экз.), *Coccinella septempunctata* (17 500 экз.), *Vespula vulgaris* (3550 экз.), т. е. систематически удаленные группы животных. У полевок анализировались дискретные вариации строения жевательной поверхности коренных зубов, шовных и перфоративных признаков черепа, соответствующие определению фенов (Яблоков, Ларина, 1985), описания и изображения которых даны в каталоге вариаций краниологических признаков у грызунов в настоящем сборнике. У колорадского жука рассмотрены фены окраски головы, переднеспинки, жилкования крыльев, у семиточечной божьей коровки — фены окраски надкрылий, у обыкновенной осы — фены окраски члеников брюшка и жилкования крыльев.

ИЗМЕНЕНИЯ СТЕПЕНИ РЕАЛИЗАЦИИ ФЕНОФОНДА

Как в одной и той же популяции в разные периоды ее существования, так и в разных популяциях вида число фенов изучаемого признака непостоянно, т. е. фенофонд реализуется с неодинаковой полнотой. Показатель степени реализации признака — это число обнаруженных в данный момент фенов, выраженное в процентах от максимального числа, известного для данного вида (Богомоллов и др., 1986; Яблоков, Ларина, 1985).

Сравнение конкретных показателей степени реализации фенофонда, не опускавшихся (у всех перечисленных видов грызунов и насекомых) ниже 35% и не поднимавшихся выше 85%, позволило произвести их ранжировку, выделить 10 условных классов степени реализации фенофонда, общих для всех изучавшихся видов (табл. 1) и затем оперировать порядковыми номерами классов. По имеющимся данным, у полевок степень реализации их фенофондов меняется в интервале от 2 до 10 классов.

У лесных полевок степень реализации видового фенофонда максимальна в северо-западных районах европейской части СССР, в той или иной степени понижается к югу и востоку и вновь достигает высоких значений в сибирских группировках (рис. 1). Степень реализации фенофонда рыжей полевки наиболее высока в районах, где этот вид достигает самых высоких значений максимальной численности (Голикова, Ларина, 1966). У серых полевок высшие значения степени реализации фенофонда связаны с зоной максимальной продуктивности фитомассы на равнинах европейской части СССР, в той или иной степени понижаются к северу и югу. В горных районах степень реализации вновь высока и соответствует 7—9 классам (рис. 2).

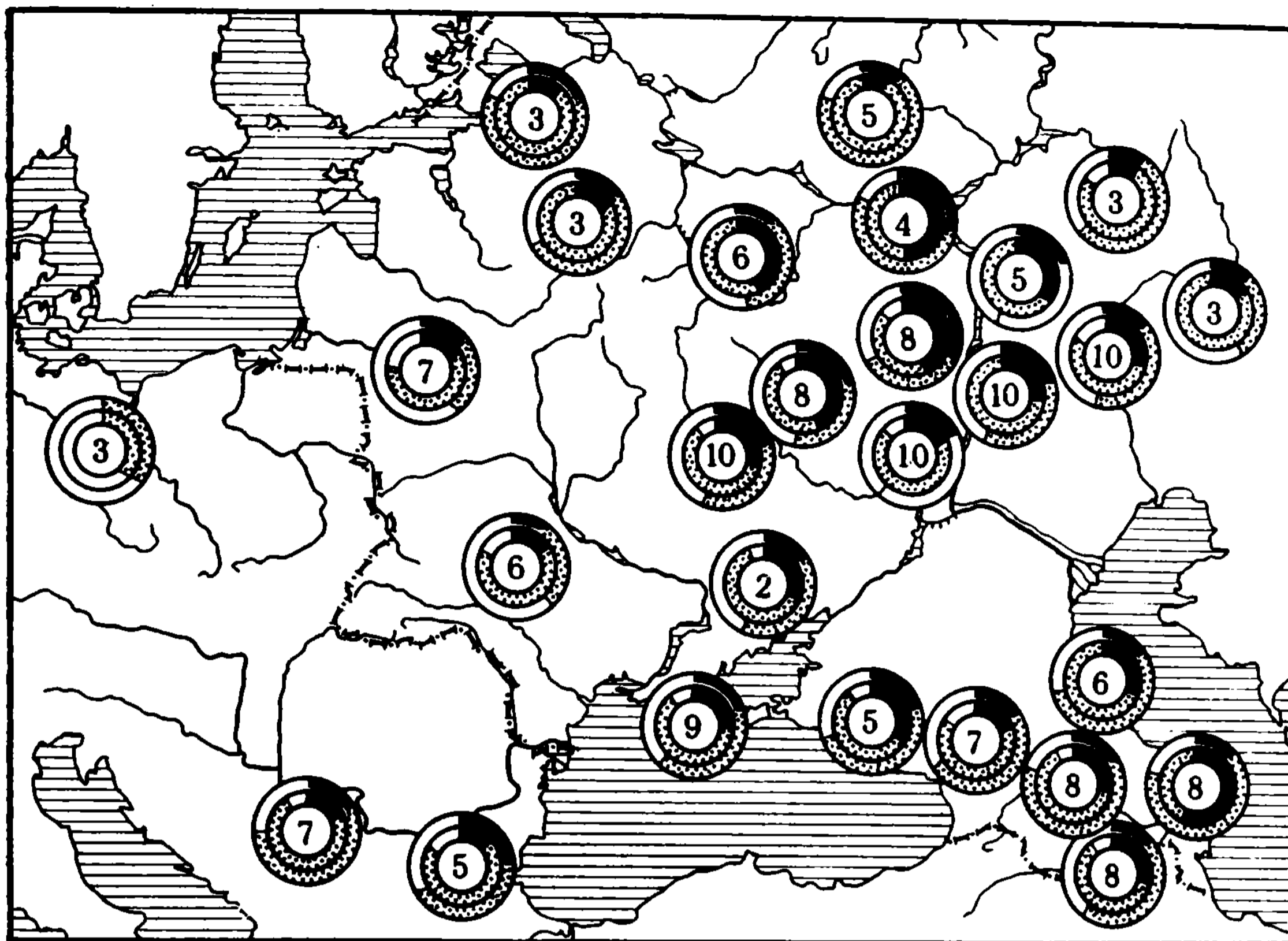


Рис. 1. Реализация и структура фенофона жевательной поверхности M^3 у рыжей полевки в разных ландшафтно-климатических зонах

Цифры внутреннего круга — классы степени реализации фенофона. Секторы наружного круга — фены внутренней поверхности талонуса M^3 : не заштриховано — Fit 1, точечный пунктир — Fit 2, вертикальная штриховка — Fit 3, горизонтальная штриховка — Fit 4, клетка — Fit 5, косая штриховка — Fit 6, заливка — Fit 7

Видимо, степень реализации видового фенофона, т. е. класс реализованного фенофона, может служить индикатором уровня благоприятствования условий среды.

Пределы изменения степени реализации фенофона различны для разных видов. У обыкновенной осы эта величина высока и стабильна и в соседних и в удаленных группировках (запад-

Таблица 1
Ранжирования показателей степени реализации фенофонов
исследованных видов

Изменение показателя степени реализации фенофона, %	Номер класса	Изменение показателя степени реализации фенофона, %	Номер класса
35—40	1	61—65	6
41—45	2	66—70	7
46—50	3	71—75	8
51—55	4	76—80	9
56—60	5	81—85	10

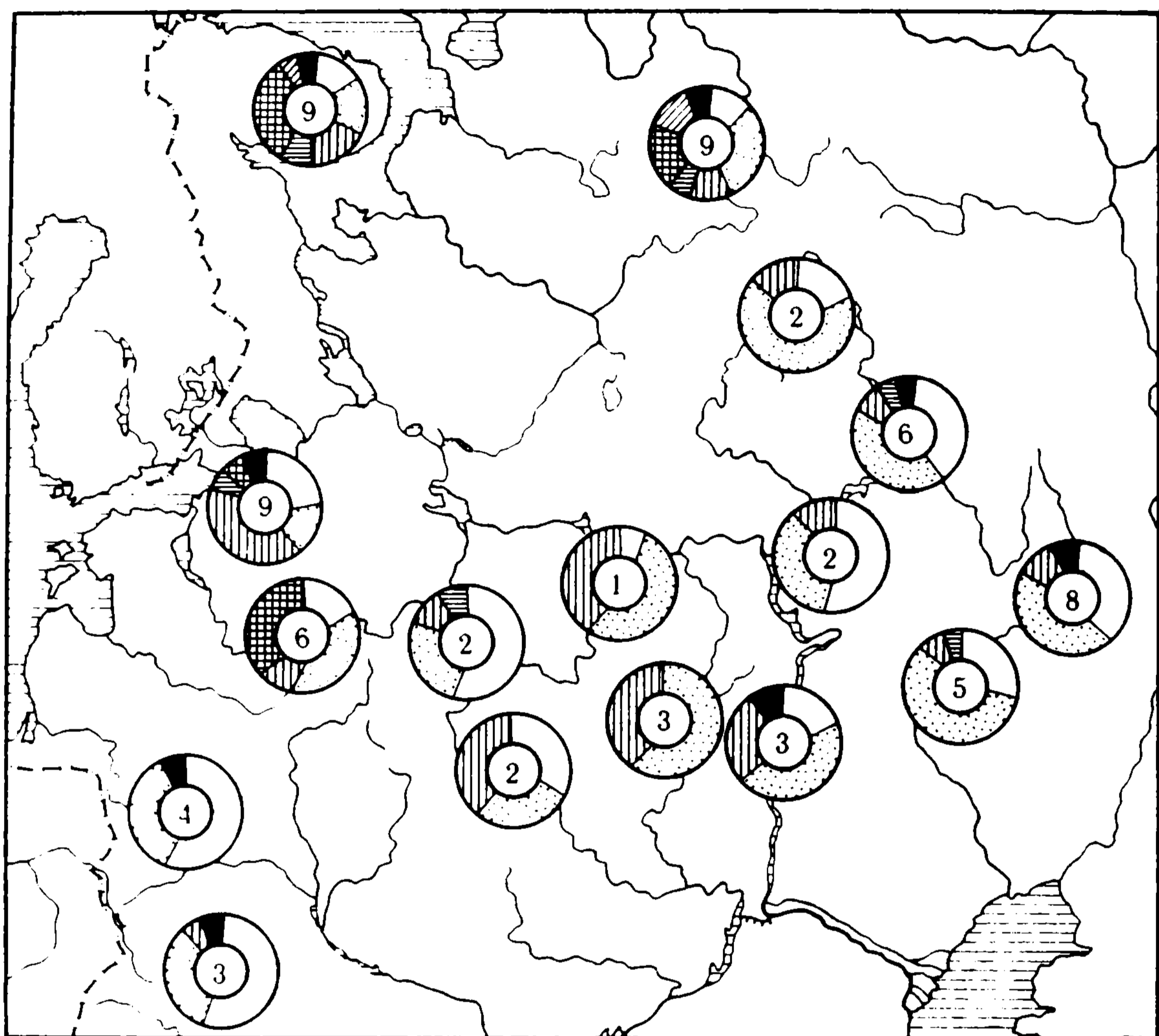


Рис. 2. Содержание феноккомплексов жевательной поверхности M_1 и M^3 разной степени сложности у обыкновенной и восточноевропейской полевок

Цифры внутреннего круга — классы реализованного фенофонда. Секторы среднего круга — доля феноккомплексов M_1^3 , наружного круга — доля феноккомплексов M_1 разной сложности: сплошная заливка — максимальная, не заштриховано — минимальная сложность

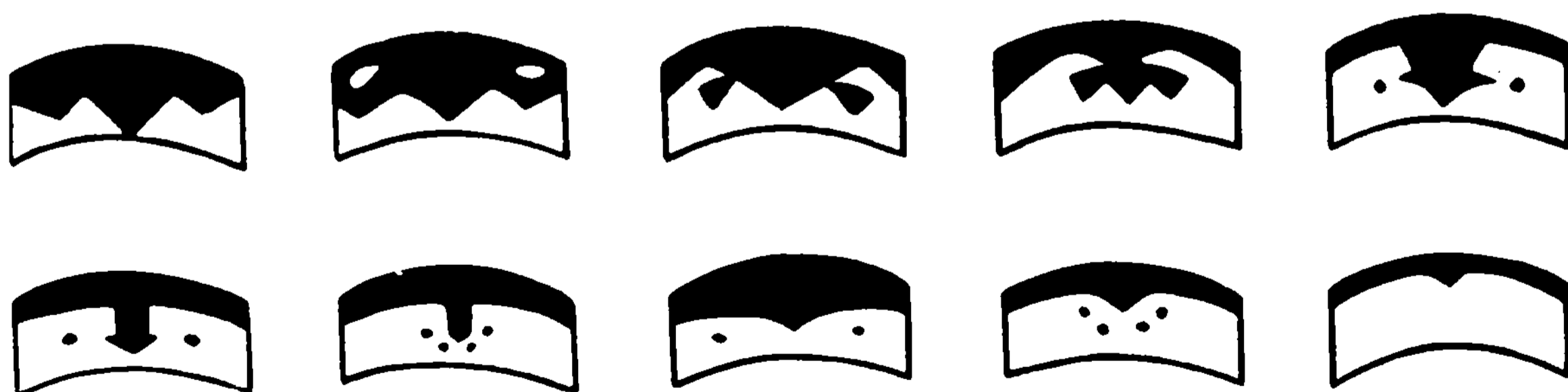


Рис. 3. Вариации окраски члеников брюшка обыкновенной осы (на примере второго членика, где вариации, общие для всех члеников, представлены наиболее полно)

ные и восточные окраины Саратова, 100 км восточнее Саратова, Московская область, Краснодарский край) и повсеместно соответствует 10-му классу реализации фенофонда, а состав фенов в группировках идентичен (рис. 3). В выборках колорадского жука, взятых даже на небольшом удалении в пределах Саратовской области, обнаружены 1—10 классы реализации фенофонда. Столь высокие различия пределов колебания степени видового фенофонда во внутривидовых группировках свидетельствуют о разной пластичности фенофонда и разном эволюционном состоянии вида. Обыкновенная оса как вид относительно более древний, со сложившимся ареалом обладает фенофондом, в одинаковой степени представленным на значительной территории.

Колорадский жук — вид, находящийся в процессе расселения и подвергающийся интенсивному и разнонаправленному антропогенному воздействию. Его группировки изменчивы по многим признакам, обладают разнообразными механизмами, поддерживающими их высокую устойчивость, связанную с экологической пластичностью, генетической гетерогенностью, интенсивными микроэволюционными процессами (Кохманюк, 1978, 1982; Кохманюк и др., 1978, 1985; Кулик, Тимошин, 1986; Овчинникова, Маркелов, 1982; Соколов, 1979; Колорадский картофельный жук, 1981). Разные характер и направленность внутривидовых процессов колорадского жука, а также освоение новых пищевых ресурсов могут быть причинами столь резких перепадов степени реализации фенофонда.

ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ РЕАЛИЗОВАННОГО ФЕНОФОНДА

Та или иная степень реализации фенофонда может быть достигнута за счет набора разных фенов и при различном соотношении частоты их встречаемости. Для получения более полной его характеристики следует обратиться к анализу состава (набора фенов) и структуры (количественных соотношений фенов) реализованного фенофонда у разных видов в конкретных ситуациях. Число фенов в составе реализованного фенофонда, естественно, отражает класс последнего (см. рис. 2, 3), однако оценить качественную и функциональную сущность реализации фенофонда по числу и перечню составляющих его фенов затруднительно.

Данные по структуре реализованного фенофонда более информативны. Каждая группировка обладает специфическим соотношением частот присутствующих фенов, что связано с их существенными флюктуациями на протяжении ареала. Пространственные изменения частот одних фенов упорядочены и отражают адаптивные особенности группировки, частоты других фенов в большей степени отражают генетические свойства локальных совокупностей (Большаков и др., 1980; Еремина,

1985), характер пространственных изменений частот фенов различен (табл. 2).

Выявить некоторые общие тенденции внутривидовой изменчивости, вероятно, адаптивного характера, формирующиеся на разной фенетической, а следовательно, и генетической основе, позволяет комплексный анализ структуры фенофона на значительной территории. Например, у серых полевок на фоне фенетического своеобразия каждой совокупности фены жевательной поверхности M_1 и M^3 можно сгруппировать в комплексы, характеризующиеся разной степенью сложности, зависящей от числа входящих и выступающих углов (Еремина, 1978). У обоих исследованных видов серых полевок наибольшая сложность жевательной поверхности наблюдается в центральных и восточных районах европейской части СССР (степная и лесостепная зоны), в Крыму и на Кавказе (см. рис. 2).

Опираясь на структуру реализованного фенофона, т. е. на количественное соотношение фенов, можно предложить также следующий способ обобщенного анализа. Поскольку некоторые фены того или иного признака встречаются в разных совокупностях постоянно и с высокой частотой, а другие — непостоянно или с низкой частотой, представляется возможным оценить первую группу фенов как условную «норму» и рассматривать остальные фены как отклонения от условий нормы, или аномалии. Серии колорадского жука из разных районов Саратовской области различаются по содержанию аномалий (см. рис. 3). В Правобережье доля особей — носителей аномалий повышена, но особенно выделяются северные районы, где эта величина достигает 75—80%.

Различия по содержанию аномалий, дополняемые и своеобразием их качественного состава, могут быть вызваны комплексом разных причин: климатических, давлением антропогенного фактора, особенностями пищевой специализации. Зависимость проявления полиморфизма от экологических причин известна у других листоедов (Гриценко и др., 1986). Относительно меньшее содержание носителей аномалий в Левобережье может быть связано с более засушливыми условиями степной зоны, неблагоприятными для колорадского жука (Колорадский картофельный жук, 1981). Более жесткое давление отбора элиминирует особей, видимо, отклоняющихся не только по окраске, но и другим свойствам. В то же время сформировавшиеся раньше правобережные поселения колорадского жука в большей мере испытали антропогенные воздействия (например, действие ядохимикатов), что повышает частоту встреч аномалий: вызывает нарушение симметрии рисунка, разрывы или укорочение линий, замену линий точками и т. д. Наконец, одной из причин резких различий между сериями может быть действие изолирующих барьеров (расположение и сроки посадки и уборки картофеля).

У семиточечной божьей коровки деление фенов окраски надкрылий на «условно нормальные» (все типичные пятна присут-

Таблица 2
Количественный состав фенов в реализованном фенофонде жевательной поверхности коренных зубов у полевок

Признак, код вариации	Вид	Класс частот, %									
		1—10	11—20	21—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—80	81—90	91—100
Ain 1	C. rutilus	—	—	14,3	—	14,3	—	14,3	28,6	—	—
	C. glareolus	—	—	—	20,0	—	33,4	13,3	20,0	13,3	—
	M. arvalis + M. rossae- ridionalis	—	—	—	9,5	14,3	9,5	14,3	33,3	19,0	—
Aex 2	C. rutilus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100
Ali 1	C. rutilus	—	—	14,3	—	14,3	42,8	14,3	14,3	—	—
	M. arvalis + M. rossae- ridionalis	—	—	—	—	—	—	—	19,0	28,5	52,4
Ali 4	C. rutilus	—	—	71,4	—	14,3	—	—	14,3	—	—
Eli 1	C. glareolus	—	—	—	—	6,7	6,7	6,7	26,7	13,3	40,0
Eli 6	C. glareolus	60,0	40,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Ili 2	M. arvalis + M. rossae- ridionalis	—	—	14,3	14,3	33,3	23,8	4,8	9,5	—	—
Fit 4	C. rutilus	14,3	14,3	—	14,3	—	14,3	42,4	—	—	—
Fit 3	C. rutilus	71,4	14,3	14,3	—	—	—	—	—	—	—

ствуют, хорошо выражены) и «аномалии» (появление дополнительных точек или исчезновение основных элементов) позволяет убедиться в неравноценности «нормальных» и «аномальных» особей в разных ситуациях (Еремина, 1983в). Критическим моментом в жизни популяций этого вида является исход зимовки. В благоприятных условиях (год высокой численности) успешно перезимовывают и особи с нормальной окраской и носители аномалий. После суровой зимы среди выживших особей носителей аномалий не оказалось, но среди погибших их было много.

Полученные результаты позволяют сделать заключение о целесообразности использования показателя степени реализации фенофона при изучении внутривидовой изменчивости и микроэволюционного процесса. Однако показатель степени реализации фенофона дает лишь начальную характеристику этих процессов и соответствует первому этапу исследования. Необходимым дополнением к нему должно быть комплексное изучение состава и структуры реализованного фенофона, позволяющее выявить виды (популяции) с бурно протекающим процессом микроэволюции, подойти к выявлению адаптивных основ феногеографических изменений, селективной неравноценности фенокомплексов, обнаружению видов, микроэволюционные процессы которых неявны.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М., 1980. 138 с.
- Богомолов А. М., Ларина Н. И., Шляхтин Г. В., Родниковский В. Б. Применение математических методов и ЭВМ для комплексного изучения популяций животных. Саратов, 1986. 105 с.
- Голикова В. Л., Ларина Н. И. Географические изменения уровня и динамики численности лесных мышевидных грызунов в европейской части СССР// Фауна и экология грызунов. М., 1966. Вып. 8. С. 28—42.
- Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В., Соломатин В. М. Основные варианты окраски *Chrysolina vagians* L. (Col. Chrysomelidae), их наследование и пространственное распределение в природе//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 2. С. 41—50.
- Еремина И. В. Методика выделения фенов жевательной поверхности коренных зубов у полевок//Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978. Вып. 5/7. С. 60—68.
- Еремина И. В. Реализация генофона в разных частях ареала рыжей и красной полевок//Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофона млекопитающих: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Пущино, 18—22 октября 1983 г. М., 1983а. С. 58—59.
- Еремина И. В. Направления изменчивости серых и рыжих полевок в разных ландшафтно-климатических зонах//Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Ленинград, 25—28 января 1984 г. Л., 1983б. С. 79—81.
- Еремина И. В. Кибернетическая схема регуляции внутривидовых процессов: (На примере семиточечной божьей коровки). М., 1983в. Рукопись деп. в ВИНТИ 26.09.83, № 5334 Деп.
- Колорадский картофельный жук/Под ред. Р. С. Ушатинской. М.: Наука, 1981. 375 с.

- Кохманюк Ф. С. Внутривидовая дифференциация у колорадского жука// XIV Междунар. генетический конгр.: Тез. докл. М., 1978. С. 648—649.
- Кохманюк Ф. С., Климец Е. П., Бибицкая Е. Д. и др. Об изменчивости рисунка на переднеспинке у колорадского жука// Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978. Вып. 5/7. С. 141—148.
- Кохманюк Ф. С., Климец Е. П., Савченко Т. П., Овчинникова Н. А. Генотипические маркеры внутривидовых группировок у колорадского жука// Фенетика популяций: Материалы III Всесоюз. совещ. Саратов, 7—8 февраля 1985 г. М., 1985. С. 16.
- Кулик Л. В., Тимошин А. А. Необычные вкусы колорадского жука// Природа. 1986. № 10. С. 98.
- Ларина Н. И., Еремина И. В. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок// Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 56—58.
- Овчинникова Н. А., Маркелов Г. В. Внутривидовая изменчивость колорадского жука в Липецкой области// Биол. науки. 1982. № 7. С. 63—67.
- Соколов А. И. Изменчивость морфологических признаков колорадского жука// Вопросы экологии и охраны животного мира Нечерноземной зоны РСФСР. Иваново, 1979. С. 110—117.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 276 с.
- Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций// Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 3—14.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. М., 1985. 158 с.

УДК 575.17

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В ФЕНЕТИКЕ ПОПУЛЯЦИЙ

Л. А. ЖИВОТОВСКИЙ

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова АН СССР, Москва

При изучении популяций большое значение справедливо придается дискретной морфо-физиологической изменчивости, выявляемой методами фенетики популяций (Яблоков, 1980). Большое значение в изучении популяций могут иметь и методы количественной генетики, ориентированные на изучение полигенной, количественной изменчивости (Животовский, 1982, 1984; Глотов, 1982). Необходимость таких исследований обосновывается тем, что, во-первых, большинство важных морфологических и физиологических особенностей организма — количественные (непрерывные или счетные); во-вторых, количественные признаки являются «индикаторами» среды и отражают ее воздействие на организм; в-третьих, за количественными признаками стоит большое число генов, отражающих, возможно, иную часть генома, чем локусы, выявляемые методами биохимической генетики, или кластеры генов, детерминирующих фены. Более того, нет существенных разногласий по вопросу адаптивности количест-

венной изменчивости, признаваемой даже с позиций нейтральной эволюции (Кимура, 1985).

Одним из препятствий к изучению количественной изменчивости в популяциях является отсутствие теории количественных признаков; мало данных об их эволюционных преобразованиях в филогенезе, их «дискретности», изменениях в органогенезе; нет подходов к последовательному изучению онтогенеза количественных признаков (Магомедмирзаев, 1976). Неясно также, сколь подробно следует «маркировать» особь количественными признаками. Действительно, в популяционных исследованиях важно бывает тестировать особей по большому числу признаков, отражающих различные индивидуальные особенности и позволяющих дать «многомерную» оценку структуры популяций. Важно иметь наборы признаков, каждый из которых подробно описывает определенную структуру или функцию организма (Яблоков, 1966; Животовский, 1984). Но при этом возникает следующая проблема. Допустим, что мы изучаем определенный орган, некий общий признак которого (скажем, размер) определяется набором субпризнаков, описывающих этот орган. Сколь дробными мы можем брать эти субпризнаки? И вообще, каковы особенности изменчивости признака и изменчивости составляющих его субпризнаков?

Первые вопросы, возникающие здесь, таковы: как меняется изменчивость, выраженная коэффициентом вариации, при переходе от признаков к субпризнакам, каков вклад наследственности и среды в изменчивость признаков и субпризнаков и каковы отличия в интенсивности отбора по признакам и субпризнакам.

Данная статья посвящена краткому теоретическому обсуждению этих вопросов и постановке некоторых проблем.

Оценим соотношение между коэффициентами вариации признака и составляющих его субпризнаков. Для этого рассмотрим признак T , состоящий из суммы s субпризнаков T_i ($i=1, 2, \dots, \dots, s$). Обозначим σ^2 , σ_i^2 , M , M_i — дисперсии и средние значения признака и составляющих его субпризнаков, r_{ij} — корреляция между i -м и j -м субпризнаками ($r_{ii}=1$). Обозначим далее $C = \sigma/M$, $C_i = \sigma_i/M_i$ — коэффициенты вариации признака и субпризнаков. Тогда

$$M = \sum_{i=1}^s M_i, \quad \sigma^2 = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s r_{ij} \sigma_i \sigma_j.$$

Преобразуем выражение для σ^2 :

$$\sigma^2 = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s \left(\frac{\sigma_i}{M_i} \frac{\sigma_j}{M_j} \right) M_i M_j r_{ij}.$$

Так как

$$M^2 = \left(\sum_{i=1}^s M_i \right)^2 = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s M_i M_j, \text{ то}$$

$$C^2 = \left(\frac{\sigma^2}{M} \right)^2 = \frac{\sigma^2}{M^2} = \frac{\sum \sum (C_i C_j) M_i M_j r_{ij}}{\sum \sum M_i M_j} = \frac{\sum \sum C_i C_j M_i M_j r_{ij}}{\sum \sum M_i M_j r_{ij}} \times$$

$$\times \frac{\sum \sum M_i M_j r_{ij}}{\sum \sum M_i M_j} \bar{C}^2 \bar{r},$$

где C — это попарное геометрическое среднее коэффициентов вариации, усредненных с весом $M_i M_j r_{ij}$, а \bar{r} — это среднее коэффициентов корреляций r_{ij} с весами $M_i M_j$ ($i, j = 1, \dots, s$). Поскольку в среднем корреляции многих субпризнаков не очень велики, нередко меньше 0,6—0,8, то \bar{r} меньше 1. Поэтому $C < \bar{C}$.

Следовательно, коэффициент вариации признака в среднем тем меньше коэффициентов вариации субпризнаков, чем меньше корреляция между ними, причем зависимость между коэффициентами вариации признака и субпризнаков линейна:

$$C = \bar{C} \sqrt{\bar{r}}.$$

Эту формулу мы доказали для аддитивных субпризнаков. Однако можно высказать более общую гипотезу, что чем ниже уровень иерархии субпризнаков в системе признака, тем в среднем выше их вариабельность (коэффициенты вариации). Это в целом соответствует положению, доказанному А. В. Яблоковым (1966) на обширном материале по млекопитающим: для данного органа чем меньше величина признака, тем выше его изменчивость (коэффициент вариации).

Укажем еще на одно свойство, но уже не теоретически доказываемое, как в случае с коэффициентом вариации, а как на фактически подтвержденную гипотезу: фенотипические корреляции между субпризнаками в среднем меньше генотипических корреляций. Впервые на подобное обстоятельство обратил внимание Б. Л. Астауров (1974) (см. также: Leamy, 1977; Cheverud, 1982; Животовский, 1982, 1984).

Укажем на одно важное теоретическое следствие из этой гипотезы: показатель наследуемости признака в среднем больше показателя наследуемости субпризнаков:

$$h^2 = \bar{h}^2 \frac{\bar{r}_q}{\bar{r}_p},$$

где h^2 — наследуемость признака; \bar{h}^2 — усредненная наследуемость субпризнаков, а \bar{r}_q и \bar{r}_p — их усредненные корреляции (генотипические и фенотипические). Уменьшение наследуемости субпризнаков следует трактовать не столько на уменьшение его генотипической компоненты, а как увеличение паратипического

«шума», больших отклонений в онтогенезе субпризнаков по сравнению с суперпризнаком.

Что касается селективности субпризнаков, то ясно, что отбор, даже значительный, в отношении важного признака «дробится», распределяясь по его субпризнакам. Поэтому коэффициенты отбора (в частности, стабилизирующего) должны уменьшаться с уменьшением уровня иерархии признаков.

Таким образом, можно высказать общую гипотезу, что если признак складывается из субпризнаков, те — из своих субпризнаков и т. д., то с понижением уровня иерархии субпризнаков увеличивается вклад случайности в их формирование: больше изменчивость, больше вклад негенетических факторов, меньше корреляции субпризнаков, меньше давление отбора.

В связи с этим возникает очередной вопрос: есть ли нижняя граница «квантированности» признака (термин М. М. Магомед-мирзаева, 1976)? Если она есть и можно выделить фены количественных признаков («полифены»), то не окажется ли, что по большей части они являются квазинейтральными количественными маркерами, позволяющими изучать фенотипическую эволюцию популяций, как это возможно для молекулярной эволюции (Кимура, 1985). И не является ли часть дискретных вариаций признаков (фенов) подобными квазинейтральными маркерами?

Не следует при этом считать, что почти нейтральность субпризнаков на нижних ступенях иерархии признаков — это тезис отсутствия селективных сил. Напротив, отбор выступает здесь в ответственной и важной роли, «собирая» субпризнаки в нормально развитый признак (орган), являющийся точкой приложения селективных сил. Стабилизирующее действие отбора при этом направлено против особей с нехарактерными для вида сочетаниями субпризнаков и отвечающими им комбинациями генов. Такие фенотипы (генотипы) будут чаще элиминироваться, а в популяциях будут в основном оставаться особи с «нормальными» сочетаниями субпризнаков. Последнее означает, в свою очередь, важность проблемы корреляции (ассоциации) субпризнаков и их эволюции.

Высказанные соображения о свойствах изменчивости системы субпризнаков являются, конечно, теоретически высказываемыми гипотезами. Предварительные данные по разным видам животных и растений подтверждают их. Однако лишь массовый материал может доказать их справедливость.

Набор субпризнаков, характеризующих данный орган (или органы), контролируется полигенной системой, также испытывающей на себе действие стабилизирующего отбора. Представление о характере изменчивости в популяциях можно выразить следующей схемой, согласно которой генотипическое разнообразие в популяциях велико для зигот и ранних стадий развития. Это разнообразие затем «сжимается» нормализующим отбором — уменьшается вследствие преимущественной элиминации особей

с определенными генотипами (в частности, рекомбинантными), причем это уменьшение не обязательно связано с изменением частот генов. В зиготах следующего поколения разнообразие вновь увеличивается за счет рекомбинации и перекрестного оплодотворения, так же как оно было увеличено на ранних стадиях онтогенеза поколения родителей. Это очевидно для летальных генов, других вредных мутаций, заметно отклоняющих онтогенез в сторону от нормального развития. Такая схема последовательного «сжатия» и «расширения» генотипической и фенотипической изменчивости в пределах одного поколения, на наш взгляд, приложима и для «нормальной» изменчивости не только по количественным, но и полиморфным признакам (Животовский, 1984). Согласно этой схеме в репродуктивной группе остаются в основном особи с определенными «адаптивными» сочетаниями признаков. Действительно, изменение (усиление или ослабление) интенсивности стабилизирующего отбора или же уменьшение или увеличение частот рекомбинации (важность зависимости рекомбинации от среды обсуждена А. А. Жученко и А. Б. Королем, 1985) может привести к большему или меньшему «сжатию» генотипической и отвечающей ей фенотипической изменчивости в репродуктивной части популяции. Исходя из такого представления об организации полигенной изменчивости, следует изучать структуру популяций по комплексам признаков с учетом разных стадий онтогенеза.

Можно указать ряд других проблем, возникающих при изучении комплексов признаков (субпризнаков) в популяциях (Животовский, 1987): их репрезентативность; сопряженная изменчивость количественных и полиморфных признаков; внутрииндивидуальная изменчивость; отбор по комплексу признаков; внутри- и межгрупповая дивергенция по набору признаков; теория полигенных систем; методы многомерного анализа данных. Каждая из них подчеркивает разные аспекты теории количественных признаков, связанные с изучением закономерностей в популяциях комплексов признаков и свойств организма и изучением структуры популяций по данным о таких комплексах. Эти стороны теории и приложений отражены в ряде обобщающих исследований (Яблоков, 1966; Магомедмирзаев, 1977; Семериков, 1982; Готов, 1983; Алтухов, 1983; Животовский, 1982, 1984; и др.). В заключение выскажем убеждение, что лишь типирование особей одновременно по комплексу признаков (количественным, дискретным фенотипическим вариациям — фенам, молекулярно-генетическим маркерам) позволит подойти к более глубокому изучению процессов, происходящих в природных популяциях и популяциях сельскохозяйственных животных и растений.

Что же касается проблемы, непосредственно обсуждаемой здесь, то, на наш взгляд, изучение «дискретизации» количественных признаков и выявление иерархичности их структуры позволит подойти к неформальному сопоставлению получаемых данных с результатами фенетического анализа.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 280 с.
- Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.
- Глотов Н. В. Изменчивость количественных признаков в популяциях: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 33 с.
- Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях и проблемы анализа комплекса признаков: Дис. ... д-ра биол. наук. М.: Ин-т мед. генетики АМН СССР, 1982. 211 с.
- Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 182 с.
- Животовский Л. А. Проблемы анализа комплекса признаков//Экологическая генетика и эволюция. Кишинев: Штиинца, 1987.
- Жученко А. А., Король А. Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с.
- Магомедмирзаев М. М. О проблемах морфологического измерения и счета с позиций фенетики растений//Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 3. С. 331—343.
- Магомедмирзаев М. М. Анализ изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 35 с.
- Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1982. 33 с.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980.
- Cheverud J. M. Phenotypic, genetic and environmental morphological integration in the cranium//Evolution. 1982. Vol. 36, N 3. P. 499—516.
- Leamy L. Genetic and environmental correlations of morphometric traits in randombred house mice//Evolution. 1977. Vol. 31. P. 357—369.

УДК 575.17

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ И АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ПОПУЛЯЦИИ

С. О. СЕРГИЕВСКИЙ

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Широкомасштабные популяционные исследования, выполненные за последние 20 лет с применением метода электрофореза белков, показали, что генетический полиморфизм — общее явление, охватывающее все систематические группы — от прокариот до высших эукариот. Это позволило Р. Левонтину (Levontin, 1981) высказать мнение, что в биологии нынешнего столетия сделано два глобальных обобщения: 1) показано единство систем редупликации, транскрипции и трансляции генетической информации на всех уровнях живого; 2) установлена универсальность генетического полиморфизма.

Обнаружение высокой степени генетического разнообразия вызвало к жизни известную дискуссию об адаптивности и ней-

тральности биохимического полиморфизма (Левонтин, 1981; Кимура, 1985). Не вдаваясь в аргументы сторонников этих концепций, необходимо подчеркнуть, что для разных систем биохимического полиморфизма показана их адаптивная значимость [лактатдегидрогеназы у нерки (Кирпичников, Муске, 1981), лейцинаминопептидазы у мидий (Коуэн, 1981) и др.]. Это позволяет считать, что по крайней мере часть наблюдаемого генетического разнообразия связана с обеспечением популяционных адаптаций. Для систем фенетического полиморфизма по достаточно сложным признакам (морфологическим, физиологическим и пр.) наличие функциональной значимости в качестве их неперменного свойства достаточно очевидно. Функциональная значимость в данном случае может обеспечиваться как генетическими механизмами (плейтропия, сцепление), так и непосредственными различиями между морфами. У наземных моллюсков *Сераеа* особи с разной окраской различаются по поведению, плодовитости, устойчивости к воздействию абиотических факторов (Wolda, 1967; Garcia, 1976; Clarke, 1978; Jones, 1982). Эти различия обусловлены как плейтропными эффектами (известны для многих генов, обеспечивающих синтез разных пигментов), так и сцеплением (большая часть локусов окраски у *Сераеа* тесно сцеплена и формирует суперген). Различная окраска может обуславливать различия в выполнении трех групп функций: 1) криптической; 2) терморегуляционной; 3) коммуникативной (Endler, 1978). У *Сераеа* морфы различаются как по криптической ценности, так и по терморегуляционным способностям. В случае меланизма бабочек различия между морфами затрагивают все три группы функций; кроме того, наблюдается ряд плейтропных эффектов (Kettlewell, 1973).

Для большинства хорошо изученных полиморфных систем показано их влияние на разные стороны жизнедеятельности. Это дает основания считать принцип полифункциональности полиморфизма достаточно универсальным (Сергиевский, 1985а). У *Сераеа* обнаружено воздействие на структуру популяций макро- и микроклимата, пресса хищников, характера растительности, степени инсоляции местности, наличия близких видов (Jones et al., 1977; Clarke, 1978). Принцип полифункциональности имеет важное следствие: сходный эволюционно-генетический эффект может вызываться разными причинами. У двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* популяционный меланизм может формироваться как под влиянием промышленного загрязнения атмосферы, так и климатических особенностей (степень инсоляции, температура, влажность) (Лусис, 1961; Greed, 1975; Muggleton, 1978; Захаров, Сергиевский, 1983; Сергиевский, Захаров, 1981, 1983; Сергиевский, 1985; Brakefield, 1985). Этот пример показывает, что сходство генетической структуры популяции еще не означает сходства вызвавших его причин.

Широкое распространение полифункциональности в боль-

шинстве случаев не позволяет обнаружить однозначное соответствие между изменением генетической структуры популяции и воздействием на нее определенных факторов. Наличие супергенов и связанное с этим неравновесие по сцеплению (Левонтин, 1978; Жученко, Король, 1985) в еще большей степени затрудняет анализ взаимодействия генофонда популяций со средой. Практически безнадежным делает этот анализ влияние генетического фона популяций на эволюционную пластичность полиморфных систем. Наличие «жесткого» и «гибкого» полиморфизма впервые было продемонстрировано Ф. Г. Добржанским на *Drosophila pseudoobscura* (Dobzhansky, 1971). Принцип пластичности полиморфизма (Сергиевский, 1985а) имеет важное методическое следствие: сходное воздействие одних и тех же факторов на разные популяции одного вида может приводить к разным эволюционно-генетическим эффектам. Для двуточечной божьей коровки промышленное загрязнение атмосферы в ряде индустриальных центров вызывает формирование меланистических популяций с концентрацией черных форм до 50—90% (Бирмингем, Ленинград, Вологда, Ереван, Фрунзе, Ташкент и др.), в других городах уровень меланизма остается крайне низким (Лондон, Прага, Москва, Харьков, Свердловск, Новосибирск и др.) (Сергиевский, Захаров, 1981).

Единовременное применение принципов полифункциональности и пластичности позволяет объяснить несколькими схемами все возможные ситуации, анализируемые на уровне популяционных выборок. Возможны три основные ситуации.

1. Генетическая структура популяций меняется адекватно пространственно-временным изменениям среды (частный случай; и то и другое остается неизменным). Объяснение: изменения структуры популяций адаптивны и определяются отбором.

2. Генетическая структура популяций остается неизменной на фоне меняющейся среды. Возможные объяснения: а) изменчивость селективно нейтральна; б) изменения среды значительны только на взгляд исследователя; в) имеет место проявление популяционно-генетического гомеостаза — «жесткий» полиморфизм.

3. Генетическая структура популяций изменяется на фоне стабильной среды. Наиболее неуязвимое объяснение гласит, что исследователю просто не удалось обнаружить нестабильные компоненты среды. Дж. Эндлер (Endler, 1977) показал, что формирование ступенчатых клин возможно под действием столь слабых градиентов отбора, которые нельзя уловить в естественных условиях. Альтернативное объяснение — изменение структуры популяций обусловлено генетическим дрейфом (сюда входит «принцип основателя», «эффект бутылочного горлышка» и др.). Для случаев «эффекта ареала» резкие изменения структуры популяций в пространстве объясняются также вторичным контактом популяций с дивергировавшим генофондом.

Подавляющее большинство исследований по биохимической генетике и фенетике выполнено по одной методической схеме: сравнивается то или иное количество выборок, взятых из разных точек (либо из одной точки в разные моменты времени), по большему и меньшему количеству признаков (локусов, фенов); в идеальном случае анализируются экологические параметры исследуемых популяций и среды. Полученные ситуации интерпретируются одним из указанных выше способов. Экстенсификация исследований в этом направлении (увеличение числа видов, популяций, признаков) нужна, но вряд ли способна обеспечить переход на качественно новый уровень понимания микроэволюционных процессов. Для этого необходима разработка иных методических подходов. Одним из возможных направлений представляется анализ полиморфизма по адаптивным стратегиям.

КОНЦЕПЦИЯ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ

Под адаптивной популяционной стратегией понимается совокупность популяционных параметров, являющихся приспособительными по отношению к тем или иным компонентам среды (Айала, 1981). Поддержание состояния полиморфности является общей адаптивной популяционной стратегией, которая обеспечивает регуляцию постоянных взаимодействий в системе популяция—среда. Частым проявлением этой стратегии можно считать приспособление популяции к изменяющимся условиям существования за счет сдвига баланса полиморфизма («транзитивный» полиморфизм).

Существенным для понимания процессов в системе «популяция—среда» является анализ понятия «неоднородность среды». Здесь необходимо подчеркнуть два момента: 1) анализ среды должен вестись с точки зрения такого специфического объекта, как популяция исследуемого вида; 2) следует ввести систему характеристик гетерогенности среды, из которых наиболее важны мозаичность (пространственная), стабильность (временная) и предсказуемость (пространственно-временная). В целом этим требованиям удовлетворяет образное, но трудноопределимое понятие «зернистости среды», введенное Левинсом (Levins, 1968). Им была высказана гипотеза, что при взаимодействии со средой организмы могут придерживаться стратегии «крупного зерна», при которой среда воспринимается достаточно общенно, а приспособление достигается за счет неспецифических адаптивных механизмов либо стратегии «мелкого зерна», при которой происходит приспособление за счет специфических механизмов, обеспечивающих максимальную «притирку» к среде. С точки зрения стратегии «крупного зерна» гетерогенность среды как бы игнорируется, тогда как при стратегии «мелкого зерна» она воспринимается более обостренно.

Концепция стратегии разного «зерна» допускает, что ее мо-

гут придерживаться разные группы особей в пределах одного вида. С популяционной точки зрения это выражается в наличии «генералистов» (придерживающихся стратегии «крупного зерна») и «специалистов» (придерживающихся стратегии «мелкого зерна»). Постулируется, что в популяциях может существовать полиморфизм по адаптивным стратегиям: поддержание определенного баланса между «генералистами» и «специалистами» разного профиля. Каким образом может поддерживаться полиморфизм по адаптивным стратегиям? Этот вопрос остается открытым. На уровне изоферментов имеется достаточно удовлетворительное объяснение: некоторые аллели обеспечивают синтез ферментов, активных в широком диапазоне условий; ферменты, кодируемые другими аллелями, функционируют в узком диапазоне условий, но значительно более эффективно (Айала, 1981). В этом случае пригодны стереотипные механизмы поддержания полиморфизма (Уильямсон, 1975). Достаточно очевидно, что различия между особями, использующими разные стратегии, не могут определяться парой аллелей. Поэтому вряд ли здесь пригодны схемы поддержания полиморфизма, используемые для отдельных локусов. Из известных на данное время механизмов привлекаются два: 1) блочная организация генома; 2) нарушение панмиксии (Креславский, 1984). Из конкретных данных показана тесная взаимосвязь полиморфизма по адаптивным стратегиям с ассортативным спариванием для листоеда *Lochmaea caryea* (Гриценко и др., 1983) и сизого голубя (Обухова, Креславский, 1985а, б). Реально вопрос о механизмах поддержания полиморфизма по адаптивным стратегиям может быть решен лишь после выяснения наследственной основы различий между «генералистами» и «специалистами».

ФЕНЫ-МАРКЕРЫ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ

Выделение в популяциях «генералистов» и «специалистов» подразумевает использование комплекса биологически осмысленных тестов (реакции на экстремальные и умеренные воздействия внешних факторов, пищевое поведение, выбор партнера для спаривания, плодовитость и т. п.). Следующий этап — определение степени наследственной обусловленности различий между выявленными «генералистами» и «специалистами». Далее — собственно популяционный анализ: выяснение баланса между «генералистами» и «специалистами», их взаимоотношения между собой и со средой и т. д. По такой схеме был построен цикл исследований, выполненных на листоеде *Lochmaea caryea* (Гриценко и др., 1983; Креславский, 1984).

Возможен другой подход. В анализе используется полиморфная система, для которой можно ожидать хорошо выраженную связь с приспособленностью. Следующий, наиболее важный этап — проведение комплекса тестов, которые позволили бы выявить связь определенных морф с той или иной адап-

тивной стратегией. Фактически речь идет о поиске фенов-маркеров адаптивных стратегий. Наличие таких маркеров позволит не просто изучать изменения частот фенов в пространстве и во времени, но и анализировать функциональную структуру популяций как интегрированных и коадаптированных систем. В идеальном случае должны быть ясны механизмы, которые определяют связь фенов-маркеров с разными адаптивными стратегиями. Для некоторых систем с хорошо изученной онтогенетикой такие механизмы отчасти понятны. Так, у млекопитающих достаточно полно изучена система локусов, определяющих изменчивость окраски, последовательность их включения в онтогенезе, влияние на синтез и распределение меланина и связанные с этим эпистатические взаимодействия и плеiotропные эффекты (Searle, 1968; Ватти, Алексеевич, 1976). Можно полагать, что полиморфизм по окраске, связанный с различиями в синтезе и распределении пигментов у разных организмов, часто связан с полиморфизмом по адаптивным стратегиям.

В ходе исследований популяционной организации беломорского литорального моллюска *Littorina obtusata*, проводимых автором с 1974 г., удалось получить данные о взаимосвязи полиморфизма окраски раковины с комплексными различиями в жизнедеятельности моллюсков. Полиморфизм окраски этого вида комбинативного типа: сочетания разных фенов из трех основных групп дают несколько десятков фенотипов (Сергиевский, 1984б). Изучение адаптивности проводили в отношении трех факторов: солености, температуры, паразитов. В каждом случае анализ вели на двух уровнях: 1) онтогенетическом — особей разных фенотипов тестировали по их отношению к исследуемым факторам; 2) популяционном — рассматривали пространственную, возрастную и временную изменчивость фенотипов в зависимости от изменения тех факторов, в отношении которых проводили тестирование фенотипов.

I. Соленость. На онтогенетическом уровне использовали серию тестов по выявлению различий между основными фенотипами в отношении как экстремального, так и умеренного понижения солености. Использованные тесты связаны с разными физиологическими особенностями моллюсков: 1) уровнем метаболизма (выживаемость в условиях полного опреснения; интенсивность дыхания при умеренном понижении солености); 2) рецепторной чувствительностью (активность в градиенте умеренного понижения солености; скорость герметизации мантийной полости при попадании в пресную воду; обратный тест — скорость дегерметизации при попадании в воду нормальной солености); 3) эффективностью герметизации мантийной полости (скорость потери солей в условиях опреснения) (Сергиевский, Бергер, 1984; Бергер, Сергиевский, 1986). По всем использованным тестам наиболее приспособленными к экстремальному понижению солености оказываются особи фенотипа ПНП₀, в меньшей степени ПШП₀ и КШП₀, менее всего приспособ-

соблены особи группы «ярких» фенотипов, маркированных фенами О, Ж, П₁, П₂.

Анализ популяционной изменчивости проводили на микрогеографическом, региональном и макрогеографическом уровнях. Изучение нескольких десятков популяционных выборок в районе эстуария р. Кереть (Чупинская губа, Белое море) показало: 1) снижение степени полиморфности популяций в зоне эстуария: исчезновение одних фенотипов и снижение встречаемости других, в основном маркированных фенами О, Ж, П₁, П₂; 2) резкое возрастание в эстуарных популяциях доли фенотипа ПНП₀ — от 2—10% в условиях нормальной солености до 40—50% на пределе проникновения вида в эстуарий (Сергиевский, 1985б). На региональном уровне сравнивали два района Кандакшского залива (удаление более 100 км): 1) Чупинская губа (нормальная соленость 23—25‰); 2) Северный Архипелаг (пониженная соленость 16—18‰). Изучение материала из нескольких десятков точек Северного Архипелага показало: 1) относительную бедность фенофонда — низкую встречаемость фенов О и П₁ и почти полное отсутствие фенов Ж и П₂ (и всего комплекса соответствующих фенотипов); 2) встречаемость фенотипа ПНП₀ 20—25‰ (Бергер, Сергиевский, 1986; Сергиевский, 1984а).

Анализ литературных данных показывает, что в условиях океанической солености (выше 30‰) встречаемость фенотипа ПНП₀ не превышает 1—2%, тогда как встречаемость «ярких» фенотипов, маркированных фенами О, Ж, П₂, может достигать 30—40% (Sacchi, 1974; Smith, 1976).

II. Температура. На онтогенетическом уровне тестировали термостабильность особей разных фенотипов при нескольких температурных режимах. Наиболее термостабильными оказались моллюски фенотипа КШП, наименее — фенотипов ОШП₀ и ЖШП₀ (Сергиевский, Бергер, 1984). Популяции *L. obtusata* занимают зону литорали определенной ширины — от уреза воды до верхней границы пояса макрофитов. Нижняя зона литорали фактически все время скрыта под водой и находится в стабильных температурных условиях. Расположенные выше зоны литорали подвержены более длительному осушению. В этих условиях возрастает вероятность летального перегрева моллюсков, оставшихся на поверхности макрофитов. Анализ зональной структуры фенофонда разных популяций *L. obtusata* выявил общую закономерность: 1) встречаемость термостабильного фенотипа КШП₀ увеличивается к верхней границе пояса макрофитов; 2) особи наименее устойчивого фенотипа ЖШП₀ локализуются преимущественно вдоль уреза воды (Сергиевский, 1984а).

III. Паразиты. В беломорских популяциях литторин встречается 10 видов трематод (Сергиевский, 1985в). Заражение почти всеми видами снижает жизнеспособность моллюсков и приводит к паразитарной кастрации (Галактионов, Доброволь-

ский, 1984; Сергиевский и др., 1986). При достаточно высокой зараженности популяций выявляются различия в экстенсивности инвазии разных фенотипов: менее всего заражены особи фенотипа КШП₀, в большей степени — ПШП₀, в максимальной — ЖШП₀ (Сергиевский, 1986а).

Сравнение популяций с разной зараженностью показало: а) при фоновом заражении доля фенотипа КШП₀ с возрастом падает; б) при невысокой экстенсивности инвазии возрастная динамика фенотипов КШП₀—ПШП₀—ЖШП₀ сбалансирована; в) при высокой зараженности доля фенотипа КШП₀ увеличивается с возрастом, а ПШП₀ и ЖШП₀ падает (Сергиевский, 1985в).

В популяциях Северного Архипелага в 1974—1981 гг. зафиксировано волнообразное изменение возрастной динамики и средней концентрации фенотипов ПШП₀—КШП₀. Этот процесс происходил на фоне резкого подъема и последующего спада численности основного дефинитивного хозяина паразитов литторин — обыкновенной гаги (Сергиевский, 1984а). Паразитологический анализ, проведенный в 1981—1986 гг., показал, что действительно происходят многолетние изменения зараженности популяций *L. obtusata* и связанные с этим изменения их фенотипической и демографической структуры (Сергиевский, 1986б).

Сопоставление данных анализа на онтогенетическом и популяционном уровнях показывает их взаимосоответствие. По отношению к солености фенотип ПНП₀, характеризующийся комплексом приспособлений к опреснению, становится доминирующим в популяциях из местообитаний с пониженной соленостью. Фены Ж, О, П₁, П₂ маркируют особей, значительно хуже приспособленных к перенесению экстремально низкой солености. Соответственно доля этих фенов резко снижается в условиях эстуария. Аналогичны результаты анализа по отношению к температуре и к паразитам.

Наименее устойчивыми к экстремальному воздействию всех изучавшихся факторов оказываются особи фенотипа ЖШП₀, а также целой серии других фенотипов, маркированных Ж, О, П₁, П₂. Обычно суммарная доля этих фенотипов невелика (10—15%). Исходя из полученных данных, можно полагать, что комплекс «ярких» фенотипов маркирует различных «специалистов». Какова их «специализация», на данном этапе сказать сложно. Так, для фена П₂ есть предварительные данные о значительно более высокой термостабильности. Ясна «специальность» фенотипа ПНП₀ — высокая устойчивость к опреснению. Возможно, в дальнейшем удастся подобрать «специальности» и другим фенотипам. Два фенотипа — ПШП₀ и КШП₀ — характеризуются достаточно высокой резистентностью в отношении разных факторов. Можно полагать, что эти два фенотипа маркируют «генералистов».

Таким образом, вырисовывается общая схема структуры по-

лиморфизма *L. obtusata*: «ядро» популяции составляют «генералисты». Они маркируются всего двумя фенотипами окраски, вокруг которых располагается комплекс различных «специалистов» — маркируются более чем 30 фенотипами. В большинстве случаев доля «генералистов» составляет более половины популяции (60—80%). В разнообразных условиях прибойных местообитаний резко возрастает доля различных «специалистов» (до 40—50%). В экстремальных условиях (эстуарий) почти все «специалисты» исчезают, зато начинает доминировать фенотип ПНП — «специалист» по низкой солености. При этом высокая доля «генералистов» (не менее 40%) сохраняется.

Не исключено, что такой тип популяционной организации окажется достаточно универсальным: основу популяции во всех ситуациях составляют 2—3 типа «генералистов», а комплекс сопутствующих «специалистов» меняется в зависимости от ситуации. Наличие такого полиморфизма позволяет популяции, с одной стороны, поддерживать определенный уровень гомеостаза, с другой — достаточно полно использовать гетерогенность среды обитания.

Популяционные исследования должны быть многоуровневыми и комплексными. Необходима параллельная работа по крайней мере на двух уровнях: онтогенетическом и популяционном с перекрестным анализом результатов. Возможны дополнительные уровни: а) молекулярный — сравнение изоферментов (и других структур) по функциональной активности в диапазоне условий; б) видовой — сравнение по гомологичным полиморфным системам видов, обитающих в сходных (или контрастных) условиях. Комплексность подразумевает использование как экспериментальных подходов, так и исследований в природных условиях с привлечением методов разных дисциплин: физиологии, биохимии, этологии и др.

Методический подход, основанный на анализе полиморфизма по адаптивным стратегиям и на поиске фенотипов, маркирующих особей, использующих разные стратегии, является по сути дела компромиссом между двумя исторически сложившимися подходами к изучению популяций. Первый из них связан с выделением дискретных геновариаций и с дальнейшим анализом популяционного генофонда, который воспринимается как совокупность геновариаций, встречающихся с определенной частотой. Возникновение этого направления связано со школой С. С. Четверикова. Оно во многом определило развитие современной популяционной генетики.

Другой подход был заложен в 20-е годы генэкологией и связан с использованием в популяционном анализе «организма как целого». Генэкологией (в основном для растительных объектов) была разработана система иерархически соподчиненных внутривидовых категорий разного ранга — биотип, экоэлемент и т. п. (Завадский, 1968). Однако это направление, заро-

дившееся одновременно с классической популяционной генетикой, не получило широкого распространения.

В известной мере концепция полиморфизма по адаптивным стратегиям является современной интерпретацией генэкологии. Генетическая структура популяции рассматривается как система коадаптированных генотипов, формирующих фенотипы нескольких функциональных групп — «генералистов» и «специалистов». Таким образом, наблюдаемое генетическое разнообразие по элементарным системам — частотное распределение разных аллелей отдельных локусов — является лишь отражением более фундаментального явления — полиморфизма по адаптивным стратегиям. Хотя онтогенетика развивается достаточно быстро, тем не менее в ближайшем будущем не приходится надеяться на выяснение той генетической «подкладки», которая определяет комплексные различия между разными адаптивными стратегиями. Выделение в популяциях особей, использующих разные адаптивные стратегии, и поиск фенотипов, которые их маркируют, по-видимому, является наиболее оптимальным при современном уровне знаний.

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф. Х. Естественный отбор, генетический полиморфизм и стабильность среды обитания//Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981. С. 8—19.
- Бергер В. Я., Сергиевский С. О. Различия адаптивных реакций на изменение солености среды у особей *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia), отличающихся по окраске раковины//Биология моря. 1986. № 1. С. 36—41.
- Ватти К. В., Алексеевич Л. А. Сравнительная генетика и онтогенетика окраски у животных//Физиологическая генетика. Л.: Медицина, 1976. С. 326—349.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «*rugtaeus*» (Trematoda, Microphallidae)//Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, 1984. С. 8—41.
- Гриценко В. В., Креславский А. Г., Северцов А. С., Содоматин В. М. Концепция вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 193 с.
- Жученко А. А., Король А. Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
- Захаров И. А., Сергиевский С. О. Изучение генетического полиморфизма популяций двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.) Ленинградской области. Сообщ. III. Состав популяций пригородов и области//Генетика. 1983. Т. 19, № 7. С. 1144—1151.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с.
- Кирпичников В. С., Муске Г. А. Популяционная генетика камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* Wallb.//Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981. С. 59—71.
- Коуэн Р. К. Морские организмы: Генетические основы физиологии и физиологические основы генетики//Физиология и биохимия адаптаций морских животных. Владивосток, 1981. С. 26—43.
- Креславский А. Г. Экологическая структура популяций и организация изменчивости/Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 5. С. 50—63.

- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 349 с.
- Лусис Я. Я. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной коровки *Adalia bipunctata*//Latv. Entomol. 1961. № 4. С. 3—29.
- Обухова Н. Ю., Креславский А. Г. Городской меланизм у сизых голубей (*Columba livia*): Сравнительная демография одной колонии//Зоол. журн. 1985а. Т. 64, № 3. С. 400—416.
- Обухова Н. Ю., Креславский А. Г. Изменчивость сизых голубей (*Columba livia*). Возможные механизмы поддержания полиморфизма//Там же. 1985б. Т. 64, № 11. С. 1685—1694.
- Сергиевский С. О. Популяционная фенетика полиморфного литорального моллюска *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1984а. 19 с.
- Сергиевский С. О. Анализ фенотипической структуры одной аномальной популяции *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia)//Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984б. Вып. 3. С. 96—102.
- Сергиевский С. О. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма: (На примере популяционного меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.))//Журн. общ. биологии. 1985а. Т. 46, № 4. С. 491—502.
- Сергиевский С. О. Фенотипическая структура популяций брюхоногого моллюска *Littorina obtusata* (L.) в эстуарии р. Кереть (Белое море)//Биология моря. 1985б. № 3. С. 44—53.
- Сергиевский С. О. Анализ зараженности беломорских популяций полиморфного литорального моллюска *Littorina obtusata* (L.) партенитами трематод//Паразитол. сб. 1985в. Т. 33. С. 99—124.
- Сергиевский С. О. Различие в зараженности партенитами трематод особей разных фенотипов у литорального моллюска *Littorina obtusata*//Паразитология. 1986а. Т. 20, вып. 1. С. 61—65.
- Сергиевский С. О. Динамика зараженности и структуры популяций литоральных моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* и ее связь с динамикой численности обыкновенной гаги в Кандалакшском заповеднике//Тез. докл. IX съезда Всесоюз. о-ва гельминтологов. М., 1986б. С. 148—149.
- Сергиевский С. О., Бергер В. Я. Физиологические различия основных фенотипов окраски раковины брюхоногого моллюска *Littorina obtusata*//Биология моря. 1984. № 2. С. 36—44.
- Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Влияние трематодной инвазии на выживаемость моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* в условиях экстремально низкой солености среды//Паразитология. 1986. Т. 20, № 3. С. 202—207.
- Сергиевский С. О., Захаров И. А. Экологическая генетика популяций *Adalia bipunctata* (L.): Концепция «жесткого и гибкого» полиморфизма//Исследования по генетике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. Вып. 9. С. 112—129.
- Сергиевский С. О., Захаров И. А. Изучение генетического полиморфизма популяций двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.) Ленинградской области. Сообщ. II. Состав популяций г. Ленинграда//Генетика. 1983. Т. 19, № 4. С. 635—641.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.
- Brakefield P. M. Polymorphic Müllerian mimicry and interactions with thermal melanism in ladybirds and a soldier beetle: a hypothesis//Biol. J. Linn. Soc. 1985. Vol. 26, N 3. P. 243—267.
- Clarke B. Some contributions of snails to the development of ecological genetics//Ecological genetics: the interface. N. Y.; Heidelberg; Berlin, 1978. P. 159—170.
- Greed E. R. Melanism in the two-spot ladybird: the nature and intensity of selection//Proc. Roy. Soc. Lond. 1975. Vol. 190, Ser. B, N 2. P. 135—148.
- Dobzhansky Th. Evolutionary oscillations in *Drosophila pseudoobscura*//Ecological genetics and evolution. Blackwell; Oxford, 1971. P. 109—153.
- Endler J. A. Geographic variation, speciation and clines. N. Y.: Princeton Univ. Press, 1977. 248 p.
- Endler J. A. A predator's view of animal color patterns//Evol. Biology. N. Y.: Plenum, 1978. Vol. 11. P. 319—364.

- Garcia M.* Recherches sur l'action de l'eusoillement sur l'escargot *Cepaea nemoralis* (L.) (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata)//Bull. Soc. Zool. France. 1976. Vol. 101, N 5. S. 1013—1014.
- Jones J. S.* Genetic differences in individual behavior associated with shell polymorphism in the snail *Cepaea nemoralis*//Nature (Lond.). 1982. Vol. 298. 749 p.
- Jones J. S., Leith B. H., Rawlings F.* Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solution//Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1977. Vol. 8, N 1. P. 109—143.
- Kettewell H. B. D.* The evolution of melanism. Oxford: Clarendon press, 1973. 423 p.
- Levins R.* Evolution in changing environments. New Jersey: Princeton Univ. press, 1968. 120 p.
- Lewontin R. C.* The scientific work of Th. Dobzhansky//Dobzhansky's Genetics of Natural Populations. N. Y.: Columb. Univ. press, 1981. P. 93—115.
- Muggleton J.* Selection against the melanic morphs of *Adalia bipunctata* (two-spot ladybird): a review and some new data//Heredity. 1978. N 2. P. 269—280.
- Sacchi C. F.* Le polychromatisme des Littorines (Gastropodes: prosobranches) d'Europe: points de vue d'un écologiste//Mém. Soc. Zool. France. 1974. T. 37, N 1. S. 61—101.
- Searle A. G.* Comparative genetics of coat colour in mammals. N. Y.; L.: Acad. press — Logos press, 1968. 308 p.
- Smith D. A. S.* Disruptive selection and morph-ratio clines in the polymorphic snail *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia)//J. Moll. Stud. 1976. Vol. 42, N 2. P. 114—135.
- Wolda H.* The effects of temperature on reproduction in some morphs of the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.)//Evolution. 1967. Vol. 21, N 1. P. 117—129.

УДК 575.17

КОРРЕЛЯЦИЯ ДИСКРЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА ЧЕЛОВЕКА НА ПРИМЕРЕ ВИЛЬНЮССКОЙ СРЕДНЕВЕКОВОЙ КРАНИОЛОГИЧЕСКОЙ СЕРИИ

Г. ЧЕСНИС

Медицинский институт, Вильнюс

В палеопопуляционных исследованиях в качестве фенов все более широкое применение получают дискретные признаки черепа человека для построения генетических классификаций древних популяций. Характеристикой расстояния обычно служат средние меры дивергенции (Grewal, 1962), которые представляют собой многомерный показатель различий в частотах совокупности дискретных признаков между двумя сопоставляемыми популяциями. Принцип многомерного сопоставления требует, чтобы признаки были независимыми друг от друга (Деребин, 1983), в противном случае следует вводить поправку на корреляцию.

Вначале нескоррелированность дискретных признаков черепа была принята за аксиому, а позже появились исследования

Таблица 1

Перечень использованных дискретных признаков черепа человека

№	Признак	№	Признак
1	Os lambdae	23	Foramen frontale
2	Os bregmae	24	Foramen zygomaticofaciale
3	Os pterii totum	25	Foramen ethmoidale posterius
4	Os pterii partiale	26	Foramen tympanicum
5	Os pterii (N3+N4)	27	Foramen infraorbitale accessorium
6	Os asterii	28	Foramen palatinum minus accessorium
7	Os interparietale totum	29	Foramen mentale accessorium
8	Os interparietale partiale	30	Foramen ovale incompletum
9	Os interparietale (N7+N8)	31	Foramen spinosum incompletum
10	Ossa suturae coronalis	32	Foramen mastoideum extrasuturale
11	Ossa suturae sagittalis	33	Foramen ethmoidale anterius extrasuturale
12	Ossa suturae lambdoideae	34	Canalis hypoglossalis septus
13	Ossa suturae squamosae	35	Torus palatinus (1—3°)
14	Os incisurae parietalis	36	Torus palatinus (2—3°)
15	Sutura frontalis (metopica)	37	Torus mandibularis
16	Sutura frontotemporalis	38	Torus acusticus
17	Sutura zygomatica	39	Tuberculum precondylare
18	Sutura palatina transversa scalaris	40	Arcus mylohyoideus
19	Foramen parietale	41	Arcus pterygospinosus
20	Foramen mastoideum	42	Occipitalisatio atlantis
21	Canalis condylaris	43	Facies articularis condylaris bipartita
22	Foramen supraorbitale	44	Cribr orbitalia

их взаимосвязи (Berry, Berry, 1969; Corruccini, 1974; Dickel, 1981; Kellock, 1970). Большинство исследователей либо совсем не обнаруживали корреляций, либо они оказались очень низкими за редкими исключениями, когда указывались возможные расовые различия в частоте и направлении внутригрупповых корреляций (Herzog, 1968). Последнее предположение нуждается в проверке. Делались попытки выяснить, какие варианты проявляют тенденцию к взаимной связи, но удалось уловить лишь очень общие закономерности: тяготеют к связи морфологически и топографически близкие признаки (Herzog, 1968). Трудно не согласиться с Ф. В. Резингом (Rösing, 1982), что вопрос об интеркорреляции дискретных признаков черепа еще далек от решения. Многие разногласия возникают по той причине, что часто подвергаются анализу слишком малочисленные выборки (Мовсесян, 1975), анализируются только связанные соседством признаки (Herzog, 1968) или берется слишком малое их число (Molto, 1985).

Поэтому мы решили проверить корреляцию большого числа (табл. 1) дискретных признаков на представительной коллекции (1824 черепа) из средневекового Вильнюса. Для обозначения дискретных признаков черепа, которые представляют собой анатомические варианты, мы применяли собственные латинские термины (табл. 1), образованные в духе Парижской анатомической номенклатуры (Cesnys, Pavilonis, 1982). Коэффициенты корреляции рассчитывались по общей формуле (Афифи, Эйзен, 1982) с применением стандартной программы P8D для ЭВМ (Значинская, 1980). Корреляционная матрица подвергалась кластерному анализу (Холопица, 1980) с изображением дендрограммы в шкале коэффициентов корреляции (r) и в шкале 0—100.

Результаты предварительного анализа показали, что степень и направление связей в мужской и женской сериях по сути дела не отличаются, поэтому черепа были объединены. Объем корреляционных пар колебался от 700 до 1100 наблюдений, следовательно, порогом достоверного значения коэффициента корреляции считалось 0,08, за исключением признаков нижней челюсти (№ 29, 37 и 40), для которых он составлял 0,14.

Анализ корреляционной матрицы (табл. 2) дает право утверждать, что лишь 7,4% коэффициентов корреляции (70 из 946) между дискретными признаками черепа превышают нижний уровень достоверности. Величины достоверных коэффициентов низки, колеблются в пределах 0,08—0,14 и только в исключительных случаях (в 0,8%) поднимаются выше 0,30. К. Херцог (1968) получил больший процент (23,3%) достоверных коэффициентов, но он исследовал только окололопаточную область черепа, а топографически близкие признаки могут быть сопряжены больше других. А. А. Мовсесян (1975) получила только 4 случая достоверной связи в тетракорическом сопоставлении 34 признаков в бурятской серии, что составляло бы 0,7% всех пар, т. е. в 10 раз меньше, чем получили мы. Однако бурятская серия слишком малочисленна ($n=150$) для таких исследований. Большинство исследователей отмечали малое число скоррелированных признаков и низкий уровень связи между ними. Такой характер связи хорошо соответствует генетической модели: независимые гены или их системы действуют совместно, в результате чего возникают несопряженные признаки (Coopridge et al., 1980).

С целью выявления возможной иерархии связей между дискретными признаками образована дендрограмма результатов кластеризации корреляционной матрицы (рисунок). Самой тесной связью сопряжены в большинстве случаев такие два признака, из которых один представляет собой частный случай другого. Например, сосцевидное отверстие и внешнее отверстие (№ 20 и 32), все случаи небного валика и только выраженные его формы (№ 35 и 36), неполная кость птериона и все ее формы (№ 4 и 5), неполная межтеменная кость и все ее формы

Таблица 2

Коэффициенты корреляции (сотые доли) между дискретными признаками черепа
(названия признаков см. табл. 1)

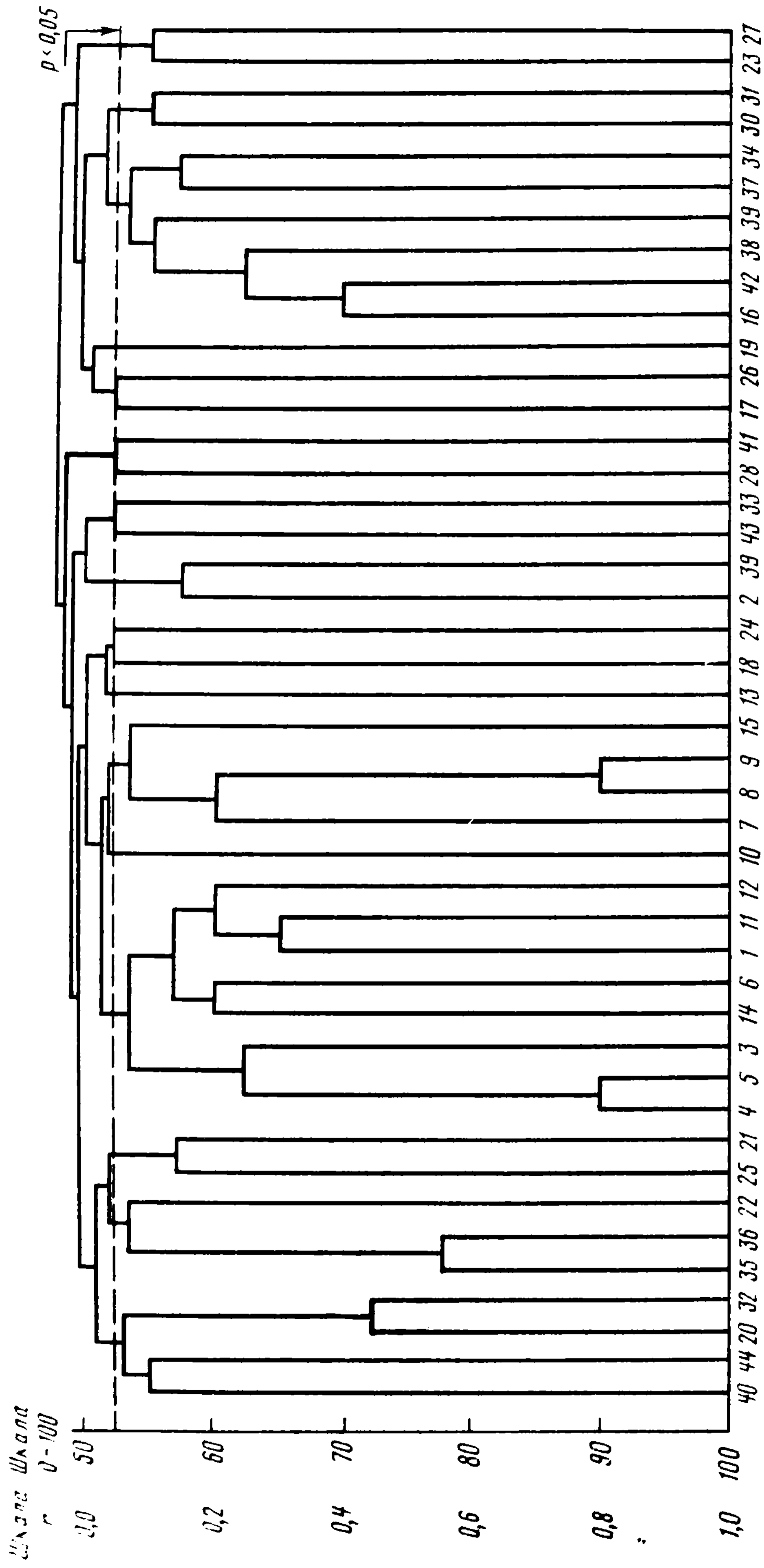
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
2	—01													
3	04	00												
4	07	03	02											
5	05	03	52	81										
6	14	00	12	08	13									
7	—01	—01	04	—02	02	03								
8	—02	—02	07	03	05	09	02							
9	—02	—02	08	02	05	09	43	81						
10	08	—02	03	05	04	04	01	—02	—03					
11	32	—03	05	—01	02	09	07	07	12	05				
12	28	04	09	15	15	20	—05	09	04	08	16			
13	03	—02	07	07	10	02	—02	00	—02	03	04	05		
14	15	01	07	12	12	22	02	07	07	09	10	17	11	
15	06	00	04	12	05	03	08	08	07	03	12	08	—04	07
16	—02	—02	01	—10	—07	—02	03	—02	02	03	02	—01	—02	08
17	—02	—01	05	—04	—04	01	—01	—01	—01	—01	—01	—01	—01	—02
18	03	01	00	00	—01	—02	00	—04	—04	—04	—01	05	06	—03
19	—02	00	04	—05	—02	03	02	—06	—03	01	—05	—04	00	04
20	05	—06	—05	04	00	—01	—03	—03	—03	—04	02	—04	00	05
21	01	02	—05	05	00	01	—01	00	—02	04	00	04	00	01
22	—02	—03	00	—02	02	—02	—01	—02	—02	—02	—02	03	01	00
23	—04	—04	01	—06	—03	—04	00	00	02	—04	—01	—07	—01	—01
24	—01	01	01	10	07	—07	00	04	04	04	—04	—03	03	00
25	02	03	—02	—01	02	03	—06	—11	—10	00	01	—01	01	01
26	05	—02	—04	—02	—05	01	—03	—02	—04	—01	—01	07	—01	—03
27	—04	05	02	03	03	02	—06	05	02	—02	01	05	04	05
28	—01	—01	02	—08	—05	04	03	—03	—02	02	00	—02	03	02
29	—12	01	—01	02	03	—10	00	01	00	—05	—08	—01	02	—01
30	01	01	02	—01	—02	00	01	02	03	04	—07	06	—02	—01
31	04	03	02	01	02	04	01	01	02	03	—01	00	—02	01
32	06	—03	01	02	02	—02	—01	—01	—01	—01	00	—03	—01	—01
33	01	01	00	07	07	00	—01	04	06	02	00	03	05	—01
34	02	—01	02	02	01	09	—01	07	04	03	—04	02	—02	—02
35	—01	02	00	06	04	00	00	—01	01	07	01	04	00	01
36	00	00	00	01	01	—01	—02	—05	—03	04	00	—02	01	01
37	—01	—02	02	01	00	—11	—02	02	06	—04	01	—08	—06	—01
38	—03	—01	01	—01	01	00	22	06	04	04	—02	—07	—01	00
39	00	—03	—01	—03	—03	—05	00	01	—01	—04	00	—01	01	—04
40	—08	—02	—07	01	—01	05	—02	—08	—04	07	—03	—06	—02	—01
41	00	—03	01	—04	—02	03	02	—01	01	03	—06	02	—03	—07
42	03	—01	09	—03	00	04	—01	—02	02	02	01	—01	05	—01
43	—01	05	—01	—05	—04	—04	00	00	04	—04	05	—04	—03	—04
44	01	03	02	01	03	01	—01	05	04	04	—01	—02	03	01

Таблица 2. (продолжение)

	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.
16	01														
17	—01	—01													
18	—04	—03	—05												
19	—02	01	—02	—02											
20	—04	—02	—07	—02	04										
21	02	—01	—03	07	—04	04									
22	03	01	—03	03	01	—02	04								
23	02	01	04	—02	00	—03	—01	05							
24	00	00	—13	06	01	04	07	06	—01						
25	—13	—03	—06	01	01	09	14	—02	01	—06					
26	00	06	03	05	00	00	03	01	04	—04	—03				
27	02	—02	02	—03	—03	02	00	—05	09	00	02	—01			
28	—09	01	—03	—02	—05	01	—03	02	—01	—01	—05	00	05		
29	—03	04	—02	06	—09	—04	—03	02	—04	—04	08	—05	01	—09	
30	01	01	08	—04	—06	03	—03	—05	02	—02	—05	01	—02	—06	—06
31	02	02	—03	05	00	—05	03	—01	—01	—01	—02	03	—09	02	—02
32	—01	01	—07	—04	01	45	—03	03	—03	03	03	01	01	—01	—13
33	00	—01	—05	03	—02	—04	00	—05	—04	00	—01	02	—03	—02	03
34	06	—04	00	—02	03	—01	01	00	—02	—04	—07	—05	01	06	00
35	03	01	—04	02	00	00	06	07	01	02	04	00	04	04	—02
36	—02	01	—03	—01	—01	00	02	07	—02	01	05	—01	00	05	—03
37	03	—01	15	—01	00	—03	04	12	01	04	—04	01	—06	—07	—06
38	12	03	21	—06	05	—14	—04	01	04	02	—22	00	—01	—11	—02
39	04	02	05	02	—04	03	—01	00	00	06	—08	—02	—02	01	00
40	—12	—01	07	—06	—04	08	11	06	—07	—05	05	—06	02	04	—02
41	04	—05	—02	—03	03	03	01	—02	—06	—12	—01	—03	—02	06	—02
42	10	02	37	—09	00	—13	—05	—01	06	—04	—18	02	00	—06	—03
43	—03	01	03	—06	—02	02	00	—02	01	—01	02	—05	—02	00	—03
44	01	00	03	—01	—04	00	00	03	—02	03	—14	—05	—01	01	14

Таблица 2. (окончание)

	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.	38.	39.	40.	41.	42.	43.
31	11													
32	04	02												
33	00	—01	—04											
34	02	01	—03	02										
35	03	05	05	—07	—01									
36	10	06	03	—03	—04	58								
37	02	09	—08	—09	14	—02	—07							
38	—02	02	—03	—03	03	—02	—03	16						
39	00	00	—01	00	07	—01	01	06	11					
40	10	—05	02	—04	—10	05	05	07	—05	03				
41	—05	—07	—01	00	02	02	—02	—08	01	03	—01			
42	06	09	—03	—08	04	—04	—01	08	27	13	01	05		
43	—01	—06	01	05	03	—01	00	11	06	00	—01	04	05	
44	04	—01	03	—01	00	—02	—01	07	08	00	01	02	05	—03



Дендрограмма кластеризации матрицы коэффициентов корреляции, приведенных в табл. 2, между изученными дискретными признаками черепа

(№ 8 и 9). Две последние связи несут только такой смысл: неполные межтеменная и кость птериона встречаются чаще, чем полные их формы, поэтому они определяют суммарный процент этих признаков. Следовательно, в дальнейшем анализе следует применять либо проценты отдельных форм, либо их суммарную частоту.

На более низком, но все-таки достоверном уровне в дендрограмме вырисовывается несколько сгущений. Наибольшее из них образовано исключительно добавочными (шовными) костями: ламбды, птериона, астериона, венечного, сагиттального и ламбдовидного швов, теменной вырезки (№ 1, 3—5, 6, 10, 11, 12, 14). Это может быть либо внешним проявлением генетической системы, ответственной за общие темпы оссификации, либо последствием каких-то экзогенных факторов, оказывающих давление на остеогенез. Меньший кластер, связанный с предыдущим уже на недостоверном уровне, образуют добавочные швы — мендозный (его результат — межпариетальные кости) и метопический (№ 7—9, 15). Появление этого кластера и его связь с кластером добавочных костей можно объяснить теми же указанными выше эндогенными и экзогенными факторами. Третье, довольно крупное сгущение выступает на правой окраине дендрограммы. Большинство входящих в нее признаков имеют гиперостозный характер, например перегороженный подъязычный канал, нижнечелюстной и слуховой валики, предмыщелковый бугорок, приращение атланта (№ 34, 37, 38, 39, 42). В основе их развития лежит гиперпродукция костной ткани. Странным образом в этот кластер попал не нёбный валик, а скуловой шов, но эти исключения отнюдь не умаляют значения выявленной закономерности. Вполне логично достоверной, но довольно низкой связью сопряжены лобное и добавочное подглазничное отверстия (№ 23 и 27), незаконченные овальное и остистое отверстия (№ 30 и 31), мышцелковый канал и заднее решетчатое отверстие (№ 21 и 25), что может быть внешним выражением общности их развития, но уж совсем непонятной выглядит сопряженность между костью брегмы и добавочным подбородочным отверстием (№ 2 и 29), надглазничным отверстием и нёбным валиком (№ 22, 35, 36). Их приходится признать случайными.

Необходимо подчеркнуть тот факт, что выявленная нами структура корреляций дискретных признаков черепа отражает не строгие закономерности, а некоторую их тенденцию. Она указывает лишь на то, что на общем фоне низкой сопряженности выступают группы признаков с несколько повышенной корреляцией, и эти группы в большинстве случаев объединяют морфогенетически близкие анатомические варианты. Большую сопряженность топографически и типологически близких признаков отмечали и другие исследователи (Molto, 1985; Rösing, 1982). Половину достоверных корреляций можно признать физиологическими (Coopridge et al., 1980). Ввиду того что сопря-

женные признаки несут долю общей генетической информации, при межпопуляционных сравнениях необходимо в формулу общего расстояния ввести поправку на корреляцию. Выявленная нами структура взаимосвязей дискретных признаков черепа может способствовать решению этого вопроса. Поправка на корреляцию в первую очередь должна касаться шовных костей и признаков гиперостозного характера.

ЛИТЕРАТУРА

- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 483 с. Пер. с англ.
- Дерябин В. Е. Многомерная биометрия для антропологов. М.: Изд-во МГУ, 1983. 227 с.
- Значинская Н. А. Р 8Д. Корреляции при наличии пропущенных значений// Математическое обеспечение ЕС ЭВМ. Пакет прикладных программ по статистической обработке биомедицинской информации. Минск, 1980. Ч. 1, вып. 25. С. 158—166.
- Мовсесян А. А. Анатомические особенности строения черепа и их применение в генетико-антропологическом анализе современных и древних популяций Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1975. 26 с.
- Сперанский В. С. Непостоянные кости мозгового отдела черепа в рентгеновском изображении//Вестн. рентгенологии и радиологии. 1953. № 4. С. 3—7.
- Сперанский В. С., Зайченко А. И. Форма и конструкция черепа. М.: Медицина, 1980. 279 с.
- Холопица Т. А. Р 1М. Кластерный анализ переменных//Математическое обеспечение ЕС ЭВМ. Пакет прикладных программ по статистической обработке биомедицинской информации. Минск, 1980. Вып. 25, ч. 2. С. 5—11.
- Berry A. C., Berry R. J. Epigenetic variation of the human cranium//J. of anatomy. 1969. Vol. 101, N 2. P. 361—379.
- Cesnys G., Pavilionis S. On the terminology of non-metric cranial traits (Discreta)//Homo. 1982. Bd 33, H. 2/3. S. 125—130.
- Coopridge K. B., Rubison R. M., Finnegan M. Racial classification based on non-metric skeletal traits//Homo. 1980. Bd 31, H. 1. P. 1—21.
- Corruccini R. S. An examination of the meaning of cranial discrete traits for human skeletal biological studies//American J. of physical anthropology. 1974. Vol. 40, N 3. P. 425—446.
- Dickel D. N. Relationships of metric variation of the human skull//American j. of physical anthropology. 1981. Vol. 54, N 2. P. 215—219.
- Grewal M. S. The rate of genetic divergence of sublines in the C 57 BL strain of mice//Genetical research. 1962. N 3. P. 226—237.
- Herzog K. Associations between discontinuous traits//American j. of physical anthropology. 1968. Vol. 29, N 3. P. 397—404.
- Kellock W. L., Parsons P. A. Variation of minor non-metrical cranial variants in Australian aborigines//American j. of physical anthropology. 1970. Vol. 32, N 3. P. 409—422.
- Molto J. D. Simultaneous occurrence of discontinuous cranial traits: some theoretical and practical considerations for population studies//Canadian J. of anthropology. 1985. Vol. 4, N 2. P. 57—65.
- Rösing F. W. Discreta des menschlichen Skeletts — ein kritisches Überblick//Homo. 1982. Bd 33, H. 2/3. S. 100—125.
- Sjovold T. Die Bedeutung epigenetischer Skelettmerkmale für die Analyse prähistorischer Populationsstichproben//Homo. 1976. Bd 27, H. 2. S. 87—94.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
-----------------------	---

Часть первая

КАТАЛОГИЗАЦИЯ ДИСКРЕТНЫХ ВАРИАЦИЙ В РАЗНЫХ ГРУППАХ

Ларина Н. И., Еремина И. В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов	8
Яковлев В. Н., Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Зеленецкий Н. М. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня	53
Абылкасымова Т. А., Бакирова Ч. М. Каталог фенов окраски жуков-нарывников (Coleoptera, Meloidae)	65
Кузнецов Г. В. Об изменчивости грудного пятна у лесных и желтогорлых мышей рода <i>Apodemus</i> (Rodentia, Muridae)	71
Милютин Л. И. О выделении фенов различного масштаба в популяциях древесных растений (на примере двух видов рода <i>Larix</i>)	82
Бурдин А. М., Маминов М. К. Каталогизация неметрических вариаций черепа и окраски калана (<i>Enhydra lutris</i>) северо-западной части Тихого океана	88

Часть вторая

ФЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП

Мамаев С. А., Махнев А. К. Использование методов фенетики при изучении популяционной структуры и сохранении генофонда у видов древесных растений	92
Пантелеймонова Т. И. Опыт фенетического изучения мицелиальных грибов (на примере <i>Botrytis cinerea</i> Pers.: Fr.)	100
Климец Е. П. Выявление чувствительности колорадского жука к действию инсектицидов с помощью фенов	111
Тамойкин М. Ю., Трофимов А. Г. Фенетический анализ светящегося анчоуса <i>Mystophum nitidulum</i>	117
Пикулик М. М., Косов С. В. Феногеография фоновых видов герпетофауны Белоруссии	125
Лихацкий Ю. П. Опыт фенетического исследования птиц (на примере некоторых воробьиных)	132
Нестеров Г. А. Результаты и перспективы фенетического исследования популяционной структуры морских котиков <i>Calloghinus ursinus</i>	140
Хить Г. Л. Новые данные о дерматоглифике населения Индии	148

Часть третья

МЕТОДЫ ФЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции	158
Баранов А. С. Маркировка фенами разного масштаба внутривидовых группировок разного ранга	170
Еремина И. В. Уровень реализации фенофонда как показатель микроэволюционного состояния популяции	177
Животовский Л. А. Об использовании количественных признаков в фенетике популяций	185
Сергиевский С. О. Генетический полиморфизм и адаптивные стратегии популяции	190
Чесинс Г. Корреляция дискретных признаков черепа человека на примере вильнюсской средневековой краниологической серии	201